



EFFETS DES AIRES PROTÉGÉES SUR LA TAILLE DES CORNES ET L'ÂGE À LA  
RÉCOLTE DU MOUFLON D'AMÉRIQUE (*Ovis canadensis*) DANS LES POPULATIONS  
CHASSÉES EN ALBERTA

par

Yoanna Poisson

mémoire présenté au Département de biologie en vue  
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, janvier 2019



Le 15 janvier 2019

*le jury a accepté le mémoire de Madame Yoanna Poisson dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Fanie Pelletier  
Directrice de recherche  
Département de biologie

Professeur Marco Festa-Bianchet  
Codirecteur de recherche  
Département de biologie

Professeur Sophie Calmé  
Évaluateur interne  
Département de biologie

Professeur Marc Bélisle  
Président-rapporteur  
Département de biologie

## SOMMAIRE

L'exploitation durable de la faune sauvage doit minimiser les impacts de la récolte sur l'écologie et l'évolution des espèces exploitées et éviter d'affecter les populations dans les aires protégées. La récolte sélective, surtout si elle est importante, peut induire des conséquences évolutives. Les refuges, aires protégées où aucune chasse n'est permise, peuvent agir comme source d'individus reproducteurs non sujets à cette sélection artificielle et tamponner les effets de la récolte sélective si des individus originaires des aires protégées vont se reproduire dans les zones chassées. Cependant, le rôle des refuges sur la rescousse phénotypique des espèces chassées pour le trophée a rarement été évalué empiriquement.

Ce projet de maîtrise visait à évaluer les variations spatiales et temporelles dans les effets de la proximité des refuges sur la taille des cornes, un trait lié au succès reproducteur des mâles, et l'âge à la récolte dans les populations de mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) chassées. Pour ce faire, j'ai utilisé une base de données à long terme d'environ 6 000 béliers récoltés sur 39 ans (1975-2013) en Alberta.

Les résultats montrent que la longueur des cornes, un trait ciblé par les chasseurs, et l'âge à la récolte augmentaient avec la proportion de refuges à l'intérieur d'une zone tampon de 25 km de rayon autour de chaque localisation de bélier tué. Toutefois, la circonférence à la base des cornes n'était pas influencée par la proximité aux refuges. Le nombre de béliers récoltés augmentait significativement durant les 10 derniers jours de la saison de chasse en octobre, correspondant avec le début de la migration pour le rut. Ceux abattus pendant les 10 derniers jours de la saison étaient en moyenne 17% plus près de la frontière d'un refuge que ceux récoltés plus tôt pendant la saison de chasse. Nos résultats supportent l'hypothèse selon laquelle des mâles commencent à migrer des aires protégées à la fin de la saison de chasse, soit avant le rut, vers les zones de chasse et sont récoltés, éliminant ainsi leur contribution à une possible rescousse phénotypique

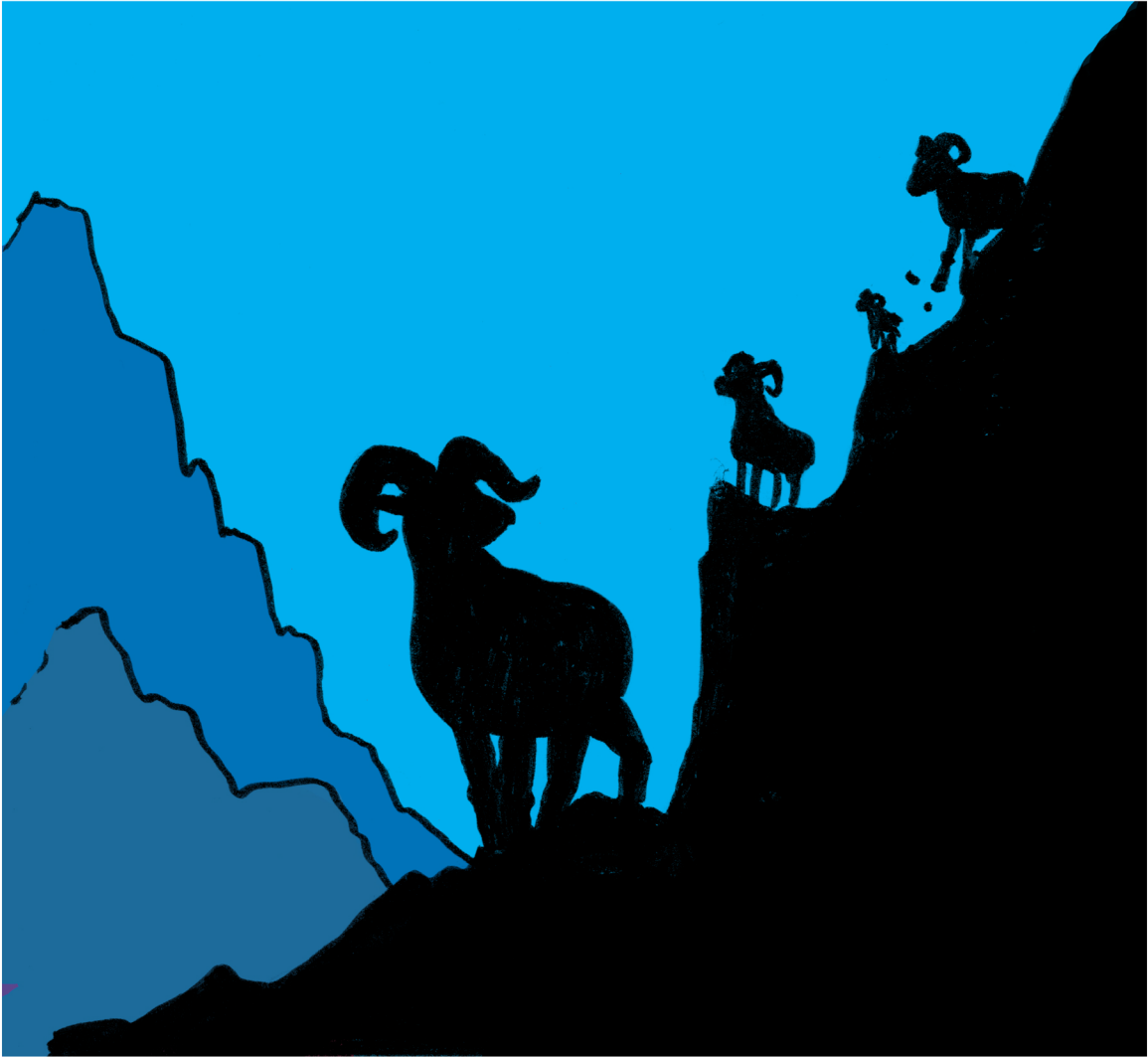
des cornes. Cependant, de l'incertitude demeure quant à la proportion de mâles qui s'exilent des refuges vers les zones chassées et qui survivent puisque les informations sur la migration prérut sont manquantes. L'acquisition de données sur la quantité et la chronologie des mouvements des mâles est donc essentielle pour déterminer l'efficacité des refuges à tamponner les effets de la récolte sélective.

En conclusion, le scénario selon lequel les refuges agissent comme une source d'individus permettant une rescousse phénotypique des populations de mouflons chassés en Alberta est peu probable. Cela s'explique par le risque élevé des béliers d'être récoltés en sortant des refuges, soit avant d'avoir eu l'occasion de se reproduire. Pour assurer une exploitation durable, réduire de 10 jours la saison de chasse ou bien renforcer les réglementations de chasse en établissant une réglementation morphologique plus stricte de longueur de cornes à plus de zones de chasse en Alberta permettrait aux béliers de vivre plus longtemps et de se reproduire avant d'être récoltés.

**Mots-clés :** Aires protégées, chasse au trophée, dynamique source-puit, mouflon, ongulé, récolte sélective, refuges, rescousse phénotypique, suivi à long terme, taille des cornes.

## BANDE DESSINÉE

La bande dessinée qui suit résume de manière vulgarisée le projet de recherche fait dans le cadre de cette maîtrise. Au concours de vulgarisation scientifique de l'ACFAS 2018 elle a obtenu le premier prix de la catégorie « Bande dessinée ». L'illustrateur est Benoît Leblanc, chargé de cours en biologie à l'Université de Sherbrooke.



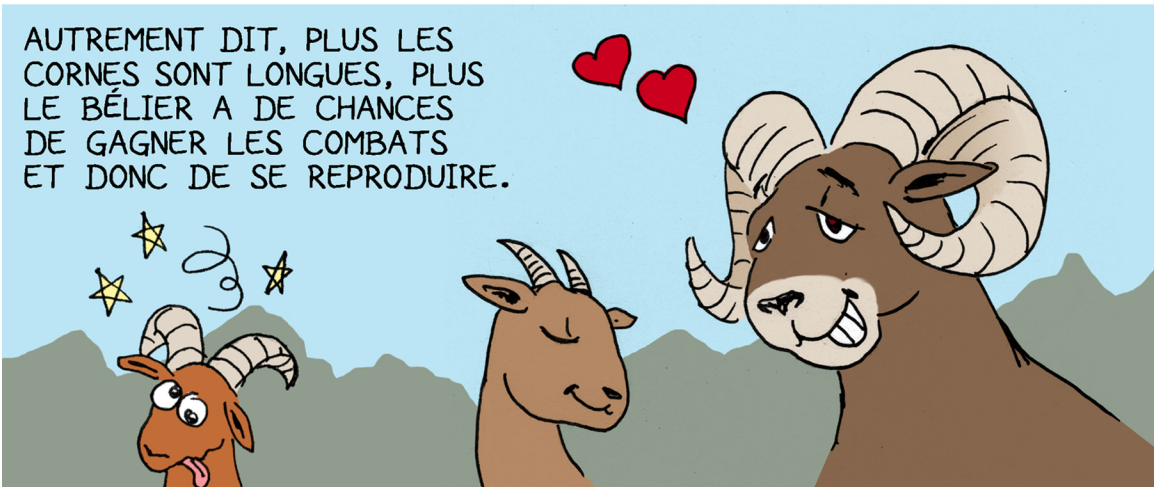
ON OBSERVE UN DÉCLIN DE LA TAILLE  
DES CORNES DES MOUFLONS D'AMÉRIQUE  
CHASSÉS DEPUIS 40 ANS EN ALBERTA  
DANS LES ROCHEUSES.



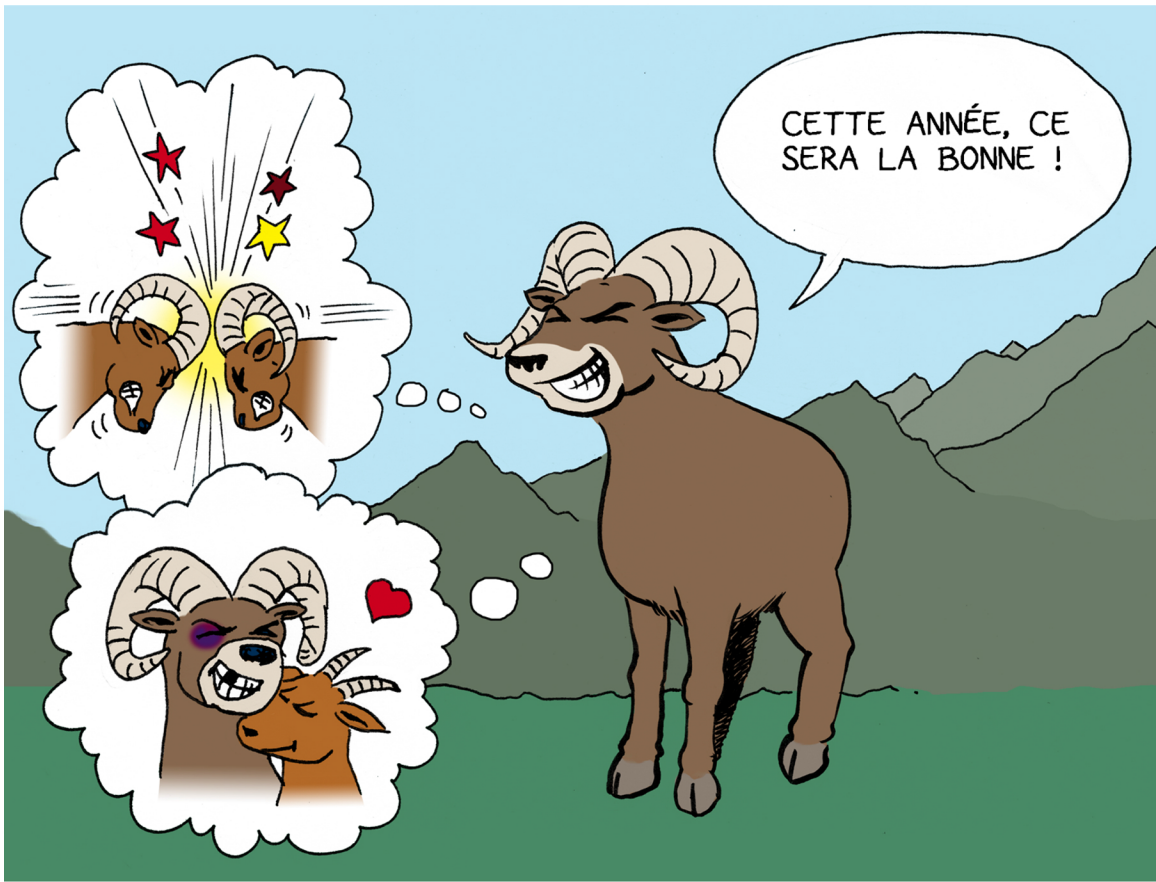
LA TAILLE DES CORNES  
DES BÉLIERS LEUR  
CONFÈRE UN RANG DE  
DOMINANCE, CHEZ  
CETTE ESPÈCE AVEC  
UNE ORGANISATION  
SOCIALE  
HIÉRARCHIQUE.



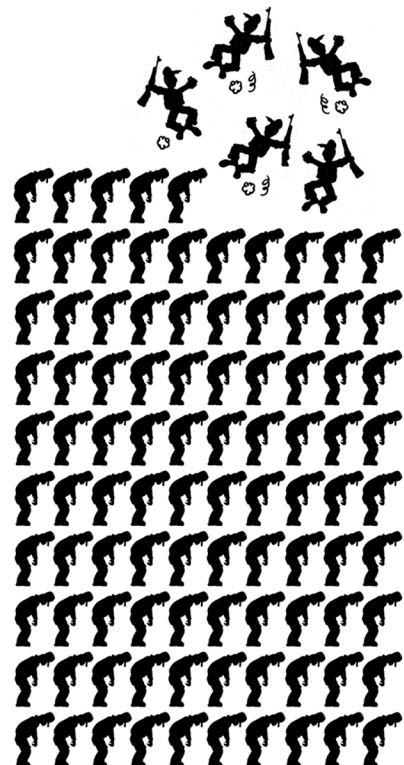
AUTREMENT DIT, PLUS LES  
CORNES SONT LONGUES, PLUS  
LE BÉLIER A DE CHANCES  
DE GAGNER LES COMBATS  
ET DONC DE SE REPRODUIRE.



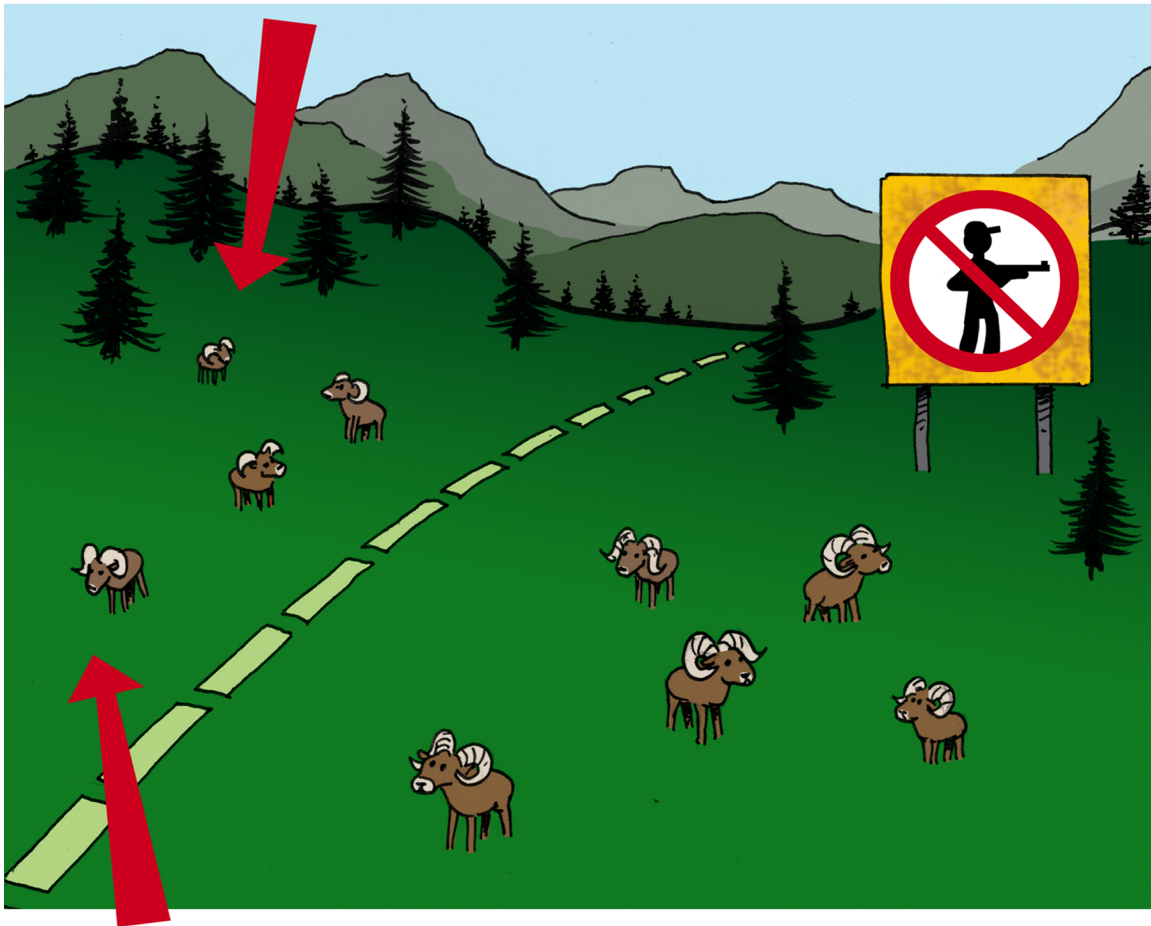




LE TAUX DE SUCCÈS ANNUEL DES CHASSEURS RÉSIDENTS DE L'ALBERTA EST TRÈS FAIBLE ET AVOISINE 5%, SOIT 5 CHASSEURS SUR 100 QUI RÉUSSISSENT À TUER UN BÉLIER.



EN DEHORS DES AIRES PROTÉGÉES, LES MÂLES PEUVENT ÊTRE PRÉLEVÉS À LA CHASSE SELON UNE RÉGLEMENTATION MINIMALE DE LA LONGUEUR DES CORNES. (PAS DE QUOTA POUR LES RÉSIDENTS).



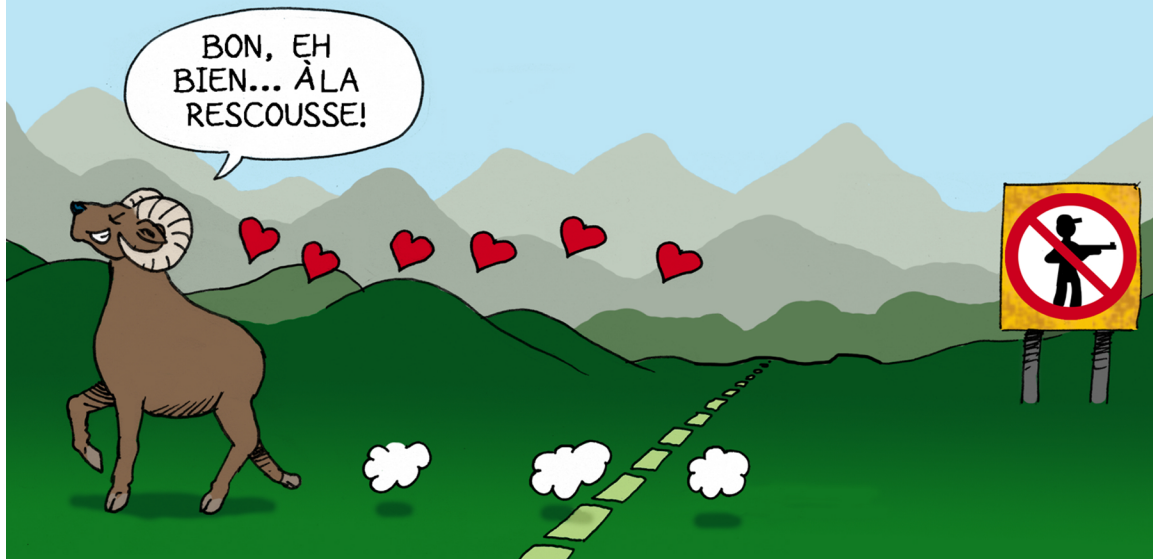
AINSI, COMPARATIVEMENT AUX AIRES PROTÉGÉES, IL Y A DANS CETTE ZONE UNE PLUS FAIBLE COMPÉTITION ENTRE MÂLES AYANT SURVÉCU À LA SAISON DE LA CHASSE POUR S'ACCOUPLER AVEC LES FEMELLES (ET ILS SONT GÉNÉRALEMENT PLUS PETITS).

CE FAISANT, À L'APPROCHE DU RUT VERS LA FIN OCTOBRE, CERTAINS MÂLES MIGRENT DES PARCS NATIONAUX PROTÉGÉS VERS D'AUTRES ENDROITS À LA RECHERCHE DES GROUPES DE FEMELLES.



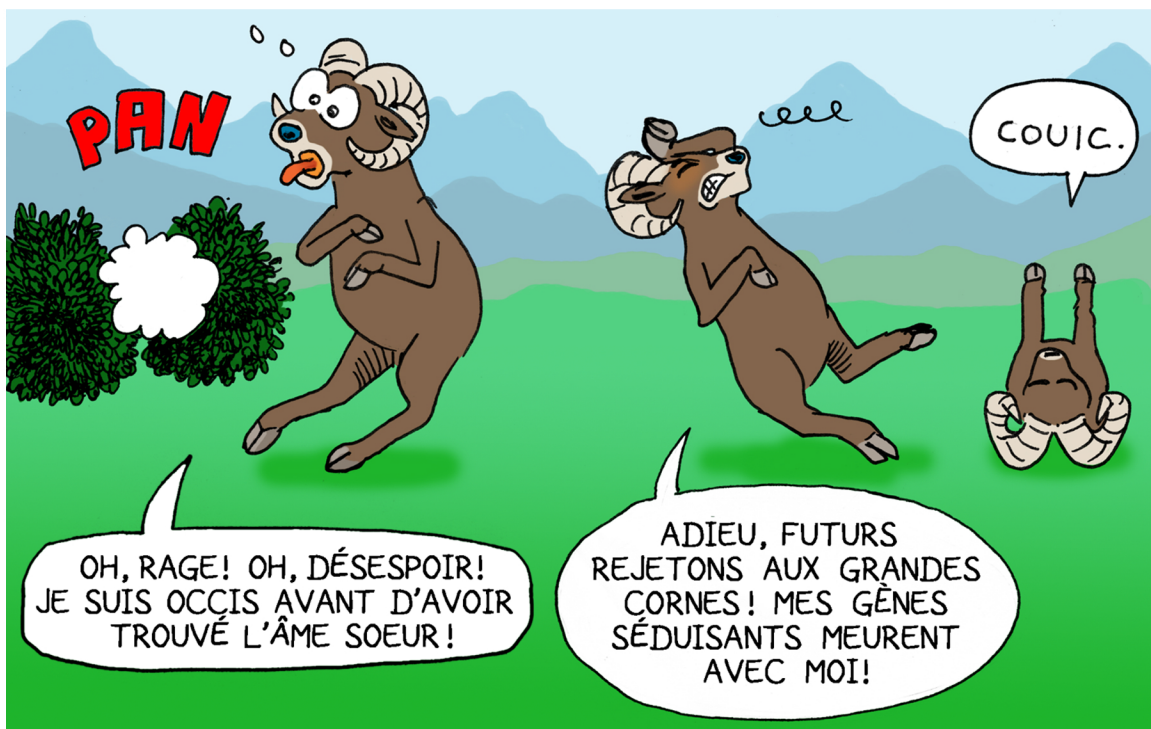


UN PHÉNOMÈNE DE « RESCOUSSE » POURRAIT VENIR ATTÉNUER LES EFFETS DE LA CHASSE SÉLECTIVE POUR LE TROPHÉE EN AYANT DES MÂLES VENANT DES PARCS POUR SE REPRODUIRE DANS LES ZONES DE CHASSE, PERMETTANT AINSI LA PROPAGATION DES GÈNES ASSOCIÉS AUX GRANDES CORNES.



IL EST MONTRÉ QUE LA TAILLE DES CORNES DIMINUE AVEC LA DISTANCE AUX AIRES PROTÉGÉES, SUGGÉRANT QUE DES MÂLES DOTÉS DE GRANDES CORNES SORTANT DES PARCS NATIONAUX POUR LE RUT SE FONT TUER PRÈS DE LA LIMITE DES PARCS.





L'EFFET DE «RESCOUSSE» EST DONC TRÈS DILUÉ PUISQUE LES BÉLIERS SE FONT TIRER VERS LA FIN DE LA SAISON DE LA CHASSE, SOIT AVANT AVOIR EU L'OPPORTUNITÉ DE SE REPRODUIRE ET DE TRANSMETTRE LEURS GÈNES.

UNE DES SOLUTIONS POSSIBLES POUR CONTREBALANCER LES EFFETS DE LA CHASSE AUX TROPHÉES QUI SÉLECTIONNE LES MOUFLONS AVEC LES PLUS GRANDES CORNES SERAIT D'ÉCOURTER LA SAISON DE CHASSE DE 10 JOURS POUR LAISSER UNE CHANCE AUX BÉLIERS SORTANT DES PARCS DE SE REPRODUIRE DANS LES ZONES CHASSÉES.

| Dimanche      | lundi         | mardi         | mercredi      | jeudi         | vendredi      | samedi        |
|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
|               | 1             | 2             | 3             | 4             | 5             | 6             |
| 7             | 8             | 9             | 10            | 11            | 12            | 13            |
| 14            | 15            | 16            | 17            | 18            | 19            | 20            |
| 21            | <del>22</del> | <del>23</del> | <del>24</del> | <del>25</del> | <del>26</del> | <del>27</del> |
| <del>28</del> | <del>29</del> | <del>30</del> | <del>31</del> |               |               |               |

TRÈS  
BONNE  
IDÉE!



## REMERCIEMENTS

J'aimerais tout d'abord remercier Pre Fanie Pelletier et Pr Marco Festa-Bianchet de m'avoir donné cette incroyable opportunité de faire ce projet de maîtrise de A à Z et d'avoir cru en mes capacités. Votre soutien et votre encadrement ont été fondamentaux pour la réussite de ce mémoire. Honnêtement, j'aurais difficilement pu trouver mieux en termes de qualité d'encadrement, de supervision et de projets intéressants. Vos personnalités et compétences complémentaires ont fait de vous deux d'excellents directeurs(trices) de recherche. Je remercie aussi Sophie Calmé et Marc Bélisle, membres de mon comité de conseillers, pour leur soutien et l'avancement de mon projet. Vos critiques et vos propositions m'ont été fort utiles. Je souhaite remercier Benoît Leblanc pour avoir illustré avec brio la bande dessinée ci-dessus, et ce, en un délai très court. Un grand merci à Christiane Blaser d'avoir corrigé le français de mon mémoire. Je souhaite également exprimer ma gratitude à mes collègues pour leur support tout au long de ma maîtrise avec qui j'ai pu partager des moments de joie et profiter de leur support inconditionnel dans les moments les plus durs : Joanie, Émilie, Limoilou, Philippine, Pauline, Louise, Julie et j'en passe. Vous m'avez fait évoluer, non seulement sur le plan académique avec votre patience pour les statistiques et la programmation, mais également sur le plan personnel. Avoir fait votre rencontre a été l'un des plus beaux cadeaux, vous êtes des personnes sincères, loyales, généreuses et à l'écoute. Je remercie également mes proches : ma famille (surtout ma charmante mère qui a toujours les deux pieds sur terre et qui sait si bien relativiser les choses), ma sœur Shantala, mon cher ami Simon et évidemment mon mythique chat, Choufleur, qui a su me réconforter chaque soir en revenant de l'Université. Ta douceur et ta nonchalance m'ont permis de décompresser et de m'ancrer dans ce qui est le plus important de la vie : le bonheur et la tendresse des petites choses (malgré les nuits d'insomnie où tu faisais ton malin et tes nombreux vomis). Enfin, je remercie le RECSUS pour avoir pu me permettre de me trouver une place et m'impliquer dans la vulgarisation scientifique, une récente passion découverte pendant ma maîtrise.

# TABLE DES MATIÈRES

|   |     |
|---|-----|
| SOMMAIRE.....   | i   |
| BANDE DESSINÉE .....  | iii |
| REMERCIEMENTS .....   | xi  |
| LISTE DES TABLEAUX .....  | xiv |
| LISTE DES FIGURES .....   | xvi |
| CHAPITRE 1.....   | 1   |
| INTRODUCTION GÉNÉRALE.....  | 1   |
| Exploitation de la faune sauvage et ses conséquences.....                               | 1   |
| La chasse et ses effets .....   | 2   |
| Importance des cornes .....   | 4   |
| Rescousse phénotypique .....  | 5   |
| Objectifs et importance de l'étude .....  | 7   |
| Historique des populations de mouflons d'Amérique à l'étude.....                        | 9   |
| Contexte de l'étude et espèce-modèle .....  | 11  |
| CHAPITRE 2.....   | 14  |
| PROTECTED AREAS AS POTENTIAL SOURCE OF SPORT HARVESTED TROPHY ANIMALS .....             | 14  |
| Introduction de l'article .....   | 14  |
| Contribution des auteurs .....  | 14  |
| Summary .....   | 15  |
| Résumé.....   | 16  |
| Introduction.....   | 18  |
| Materials and methods .....   | 21  |
| Study area and data collection.....   | 21  |
| Data handling and variable description .....  | 22  |
| Statistical analyses.....   | 22  |
| Results.....  | 24  |
| Effect of refuge on horn size and age at harvest .....                                  | 24  |
| Temporal dynamics of horn size, age at harvest and spatial distribution of harvest..... | 29  |

|  |    |
|--|----|
| Discussion.....  | 32 |
| Data archiving.....  | 35 |
| Authors' contributions.....  | 35 |
| Acknowledgements.....  | 35 |
| References.....  | 36 |
| Supporting information.....  | 40 |
| CHAPITRE III.....  | 46 |
| DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE.....   | 46 |
| Innovation et implications .....   | 48 |
| Travaux futurs.....  | 50 |
| ANNEXES .....  | 51 |
| Annexe 1. Limite légale des béliers selon la réglementation « boucle complète » et « 4/5 de boucle ».....  | 51 |
| Annexe 2. Carte des Sheep Management Areas (SMAs) et des Wildlife Management Units (WMUs) de l'Alberta.....  | 52 |
| Annexe 3. Récolte de béliers et nombre de permis de chasse vendus pour les résidents de l'Alberta (A) et les non-résidents (B) de 1971 à 2014..... | 53 |
| Annexe 4. Carte du système de division des Alberta Township Survey (ATS).....  | 54 |
| BIBLIOGRAPHIE .....  | 55 |

## LISTE DES TABLEAUX

|             |  |    |
|-------------|--|----|
| Tableau 1.  | Estimates ( $\beta$ ), standard error (SE), and 95% confidence interval of the fixed effects included in the best model explaining horn length of harvested bighorn sheep males in Alberta, Canada, 1975-2013 (see Table S2). Estimates whose 95% confidence intervals exclude 0 are in bold. Period refers to the timing of harvest during the hunting season (beginning, middle or end). All numerical variables were scaled.....  | 25 |
| Tableau 2.  | Estimates ( $\beta$ ), standard error (SE), and 95% confidence interval of the fixed effects included in the best model explaining horn base circumference of harvested bighorn males in Alberta, Canada, 1975-2013 (see Table S3). Estimates whose 95% confidence intervals exclude 0 are in bold. Period refers to the timing during the hunting season when males were shot (beginning, middle or end). All numerical variables were scaled.....  | 26 |
| Tableau 3.  | Estimates ( $\beta$ ), standard error (SE), and 95% confidence interval of fixed effects included in the best model explaining age at harvest of bighorn males in Alberta, Canada, 1975-2013 (see Table S6). Estimates whose 95% confidence intervals exclude 0 are in bold. Period refers to the timing during the hunting season when males were shot (beginning, middle or end). All numerical variables were scaled.....   | 26 |
| Tableau S1. | Mean, standard deviation (SD), minimum and maximum values for the continuous variables used in the models.....   | 40 |
| Tableau S2. | Candidate linear mixed models assessing the influence of refuges proximity on horn length of 5826 bighorn rams harvested in Alberta, Canada, 1975-2013. Sheep Management Area was included as a random effect in all models. Period refers to timing during the hunting season. The first period consists of the first 10 days since opening day, the third one is the last 10 days of the hunting season and the second period is all days between the first and the last period (see Methods for details). Candidate models are listed with their number of parameters (K), log likelihood (LL), the difference in Akaike Information Criterion compared to the best-supported model ( $\Delta AIC$ ), and model weight ( $w_i$ )..... | 41 |



|             |   |    |
|-------------|---|----|
| Tableau S3. | Candidate linear mixed models assessing the influence of refuges proximity on horn base circumference of 5826 harvested rams in Alberta, Canada, 1975-2013. Sheep Management Area was included as random effects in all models. Period refers to timing during the hunting season. The first period consists of the first 10 days since opening day, the third one is the last 10 days of the hunting season and the second period is all days between the first and the last period (see Methods for details). Candidate models are listed with their number of parameters (K), log likelihood (LL), the difference in Akaike Information Criterion compared to the best-supported model ( $\Delta AIC$ ), and model weight ( $w_i$ ).....             | 42 |
| Tableau S4. | Candidate linear mixed models assessing the influence of refuges proximity on horn length:circumference ratio of 5826 harvested rams in Alberta, Canada, 1975-2013. Sheep Management Area was included as random effects in all models. Period refers to timing during the hunting season. The first period consists of the first 10 days since opening day, the third one is the last 10 days of the hunting season and the second period is all the days between the first and the last period (see Methods for details). Candidate models are listed with their number of parameters (K), log likelihood (LL), the difference in Akaike Information Criterion compared to the best-supported model ( $\Delta AIC$ ), and model weight ( $w_i$ )..... | 43 |
| Tableau S5. | Estimates ( $\beta$ ), standard error (SE), and 95% confidence interval of the fixed effect sizes included in the most parsimonious model explaining horn length:circumference ratio of harvested rams in Alberta, Canada, 1975-2013 (see Table S4). Coefficients for which 95% confidence intervals exclude 0 are in bold. Period refers to the timing during the hunting season when rams have been shot: beginning (first 10 days), middle (days between beginning and end periods) or end of the hunting season (last 10 days). All numerical variables were scaled.....  | 44 |
| Tableau S6. | Candidate linear mixed models assessing the influence of refuges proximity on age at harvest of 5826 harvested rams in Alberta, Canada, 1975-2013. Sheep Management Area was included as random effects in all models. Period refers to the timing during the hunting season. The first period consists of the first 10 days since opening day, the third one is the last 10 days of the hunting season and the second period is all days between the first and the last period (see Methods for details). Candidate models are listed with their number of parameters (K), log likelihood (LL), the difference in Akaike Information Criterion compared to the best-supported model ( $\Delta AIC$ ), and model weight ( $w_i$ ).....                  | 45 |



## LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Relationship between A) horn length (cm), B) horn base circumference (cm), C) age and the proportion of harvest refuges in a 25-km buffer radius of 5 826 bighorn sheep males harvested in Alberta, Canada, 1975-2013. 95% confidence intervals are shown by shaded area..... 28
- Figure 2. Mean number of bighorn males harvested per day A) in areas with no protected areas within a 25-km radius (N = 1911) and B) in areas with some protected areas within 25 km (N = 3915), according to the timing of the hunting season (beginning, middle or end, see text) in Alberta, Canada between 1975 and 2013. Vertical lines indicate standard error..... 29
- Figure 3. Predicted effect of adjusted A) horn length (cm), B) horn base circumference (cm), and C) age at harvest for bighorn males shot in areas with no refuges within 25km (N = 1911) and D, E, F) shot in areas with at least some refuges within 25km (N = 3915) at different times during the hunting season (beginning, middle or end, see text) in Alberta, Canada between 1975 and 2013. Vertical lines indicate 95% confidence intervals. Tukey multiple range test differences in horn size and age at harvest for hunting season periods are indicated by different letters..... 31

# CHAPITRE 1

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### **Exploitation de la faune sauvage et ses conséquences**

Plusieurs populations fauniques sont surexploitées. À ce jour, 72% des 6241 espèces qui détiennent un statut en danger d'extinction sur la liste rouge de l'UICN sont menacées par la surexploitation (Maxwell *et al.*, 2016). Parmi les différents types d'exploitation figurent, entre autres, la chasse de subsistance, la chasse aux trophées, la chasse pour réguler les populations (Festa-Bianchet, 2003), le piégeage des espèces déprédatrices, le piégeage des animaux à fourrure et la pêche (Baskett *et al.*, 2005). La récolte sélective, où la probabilité d'être récolté diffère entre les individus d'une population, peut engendrer de nombreuses répercussions dans les populations exploitées, notamment en entraînant des changements dans la fréquence des phénotypes ou bien évolutifs (Milner *et al.*, 2007). À titre d'exemple, la diminution de la fréquence du morphe argenté du renard roux (*Vulpes vulpes*) au cours des XIX<sup>e</sup> et XX<sup>e</sup> siècles dans l'Est du Canada est l'un des plus vieux cas documentés sur les changements observés causés par une récolte sélective (Elton, 1942).

Bien que les effets démographiques de la récolte sélective de populations sauvages soient connus, dont la réduction de la taille de la population ou des changements dans la structure d'âge, il demeure que, malgré certaines évidences, les effets évolutifs sont encore méconnus et controversés (Loehr *et al.*, 2007; Hard *et al.*, 2008). La récolte sélective de certaines espèces par l'humain peut représenter une forte pression de sélection (Sutherland, 1990; Ratner and Lande, 2001; Ernande *et al.*, 2004; Fenberg and Roy, 2008) pouvant entraîner des changements évolutifs au sein des populations exploitées (Harris *et al.*, 2002; Coltman *et al.*, 2003; Jørgensen *et al.*, 2007; Allendorf *et al.*, 2008). Par exemple, l'industrie de la pêche est confrontée aujourd'hui à des effets évolutifs indésirables où une réduction de la taille des poissons a été, entre autres, constatée à cause de la nature sélective de la pêche (Hard *et al.*, 2008 pour une

revue). En milieu terrestre, la proportion d'éléphants d'Afrique (*Loxodonta africana*) dépourvue de défenses depuis la naissance a augmenté de 27% en 20 ans dans le parc national South Luangwa en Zambie en raison de la pression élevée de braconnage pour l'ivoire (Jachmann *et al.*, 1995). En fait, la récolte sélective peut modifier la moyenne et la variabilité des traits sexuels secondaires, ceux-ci ayant un rôle déterminant dans le succès reproducteur (Allendorf and Hard, 2009). Les changements phénotypiques en réponse à la pression de récolte par l'humain sont généralement plus rapides que ceux attribués à des pressions sélectives naturelles (Darimont *et al.*, 2009), car ces pressions artificielles sont souvent plus fortes que les pressions naturelles (Conover *et al.*, 2009). Par conséquent, les changements évolutifs causés par les pressions artificielles semblent très longs à renverser via la sélection naturelle après la suppression des pressions artificielles (Law and Grey, 1989; Heino, 1998; Law, 2000; de Roos *et al.*, 2006; Swain *et al.*, 2007; Hutchings and Fraser, 2008; Allendorf and Hard, 2009; Conover *et al.*, 2009; Pigeon *et al.*, 2016).

### **La chasse et ses effets**

Les activités cynégétiques, dont la chasse aux trophées, sont une importante source de revenus, qui pourrait être investie dans la conservation de la biodiversité (Leader-Williams *et al.*, 2001; Dickson *et al.*, 2009; Di Minin *et al.*, 2016). Cette stratégie de conservation a pour but de concilier les intérêts des chasseurs et une saine gestion afin de minimiser les impacts sur la dynamique de la population (Di Minin *et al.*, 2016). En revanche, cette stratégie est controversée puisqu'il y a des évidences que la récolte sélective peut, dans certains cas, amener des conséquences évolutives indésirables (Coltman *et al.*, 2003; Garel *et al.*, 2007; Mysterud, 2011; Ripple *et al.*, 2016). En fait, la réponse des populations sauvages visées par la chasse aux trophées, une pression artificielle ciblant des traits héritable comme les défenses, les bois, les cornes ou la masse corporelle, est variable (Darimont *et al.*, 2009). Cette réponse s'exprime en fonction de la pression de chasse et de la valeur du trophée, c'est-à-dire soit le prestige soit le coût monétaire lié à la chasse (Crosmarby *et al.*, 2013). En ciblant les individus avec des caractères sexuels secondaires imposants, représentant une faible proportion de la population (Milner *et al.*, 2007), la chasse aux trophées sélectionne certains phénotypes (Allendorf and Hard, 2009). De plus, un chasseur devant un groupe d'animaux va choisir de prélever

vraisemblablement le trophée le plus imposant (Jorgenson *et al.*, 1998; Festa-Bianchet *et al.*, 2004). Cette sélection, dite artificielle ou induite par l'humain, s'oppose ainsi à la sélection naturelle où les individus aux plus imposants attributs bénéficient souvent d'un avantage compétitif et reproductif (*e.g.* Kruuk *et al.*, 2002; Allendorf and Hard, 2009; Bonenfant *et al.*, 2009). Chez les ongulés, les mâles dominants seront ceux ayant des ornements imposants (Hogg, 1987; Martin *et al.*, 2013) et donc meilleurs à défendre les femelles en œstrus, résultant en un succès reproducteur élevé (Hogg and Forbes, 1997). Bien que ces individus convoités représentent une faible proportion de la population (Milner *et al.*, 2007), un fort pourcentage de ces individus peut être prélevé annuellement (Coltman *et al.*, 2003). La forte pression de récolte réduit le taux de survie des individus avec les phénotypes convoités par les chasseurs. À cet égard, les mâles des populations de mouflons d'Amérique dans les zones accessibles aux chasseurs sont sujets à une forte pression de chasse. En effet, la plupart des béliers sont probablement tués dans l'année où ils franchissent la définition de bélier pouvant être chassé selon une longueur minimale de cornes en Alberta (Jorgenson *et al.*, 1998).

La chasse entraîne souvent des répercussions simultanées : une diminution de la densité de la population, un sexe-ratio biaisé en faveur des femelles et une distribution d'âge plus jeune (Clutton-Brock and Lonergan, 1994; Langvatn and Loison, 1999; Milner *et al.*, 2007). De manière générale, les patrons de mortalité naturelle diffèrent de la mortalité artificielle induite par la chasse (Bonenfant *et al.*, 2009). Certains auteurs suggèrent que les gestionnaires de la faune devraient considérer un régime de récolte à l'image des patrons de mortalité naturelle afin de contrer les conséquences évolutives indésirables (Harris *et al.*, 2002; Milner *et al.*, 2007; Pérez *et al.*, 2011). De même, en ajustant leur régime de récolte en conséquence, la perte des phénotypes favorisés par la sélection naturelle et sexuelle pourrait être évitée (Allendorf and Hard, 2009). Dans le même sens, Coltman *et al.* (2003) suggèrent que l'absence de restriction dans le nombre de permis vendus a contribué au déclin dans la taille des cornes chez le mouflon d'Amérique en Alberta.

À travers la sélection sexuelle, les ongulés mâles de certaines espèces ont évolué avec des grandes cornes, ou bois selon l'espèce (Geist, 1966; Packer, 1983; Caro *et al.*, 2003). En retirant les mâles dotés des plus gros trophées, ou ayant une croissance plus rapide de ce trait, cette récolte sélective peut entraîner des changements morphologiques au sein de la population en favorisant artificiellement les individus ayant une croissance ralentie de ce trait sexuel (Hartl *et al.*, 1991; Coltman *et al.*, 2003; Malo *et al.*, 2005; Garel *et al.*, 2007). Des changements évolutifs dans la réduction de la taille des cornes, un trait héritable, ont été documentés sur des ongulés chassés pour le trophée, tel que le mouflon d'Amérique (Coltman *et al.*, 2003; Pigeon *et al.*, 2016). En raison de son côté sélectif, la chasse aux trophées peut réduire, voire éliminer, les allèles associés aux cornes de grande taille (Coltman, 2008). Une croissance ralentie des caractères sexuels secondaires des mâles a aussi été rapportée par Crosmar *et al.* (2013) pour l'hippopotame noir (*Hippopotamus niger*) et l'impala (*Aepyceros melampus*) au Zimbabwe. Dans le cas des mouflons d'Amérique, la chasse aux trophées favorise les mâles ayant une croissance des cornes plus lente puisque ceux ayant une croissance rapide sont tués vers 4-5 ans, soit avant l'âge associé à un succès reproducteur élevé (Coltman *et al.*, 2002, 2003; Festa-Bianchet *et al.*, 2004). En fait, la récolte sélective peut directement affecter la reproduction et éventuellement le recrutement futur (Kingsolver *et al.*, 2001), ainsi que modifier les structures d'âge et de sexe de ces populations (Ginsberg and Milner-Gulland, 1994; Festa-Bianchet, 2003). En outre, les effets de récolte sélective sont d'autant plus importants que le trait est hautement héritable, comme c'est le cas pour la longueur des cornes ( $h^2 = 0,397$ ; Pigeon *et al.*, 2016), qui est aussi corrélée génétiquement avec des traits liés à l'aptitude phénotypique chez les deux sexes (Kruuk *et al.*, 2002; Coltman *et al.*, 2005; Poissant *et al.*, 2008).

### **Importance des cornes**

Les traits sexuels secondaires des ongulés (cornes, bois, défenses) servent de défense et d'indicateur de force et d'agilité au combat (Clutton-Brock *et al.*, 1979; Solberg and Sæther, 1993; Vanpé *et al.*, 2007). Les cornes du mouflon d'Amérique, qui constituent jusqu'à 15% de sa masse corporelle, sont sollicitées lors des combats entre mâles afin d'avoir accès aux femelles et pour établir la hiérarchie de dominance (Geist, 1971; Hogg, 1987). Les grandes cornes, combinées avec la masse corporelle et le taux de testostérone (Martin *et al.*, 2013), leur confèrent

un rang de dominance élevé et un meilleur succès reproducteur (Coltman *et al.*, 2002; Martin *et al.*, 2016). Ce rang de dominance est non seulement corrélé avec la longueur des cornes, mais aussi avec l'âge (Geist, 1971; Hogg, 1987; Pelletier and Festa-Bianchet, 2006). Même si les mâles sont sexuellement matures à la fin de la première année, les béliers âgés de 2 à 5 ans ont peu d'accès aux femelles réceptives en raison de leur rang social bas (Hogg, 2000). Les mâles âgés de un an montrant une croissance des cornes rapide avaient un taux de survie supérieur comparé à ceux ayant une croissance lente (Bonenfant *et al.*, 2009). Par ailleurs, dans la sous-famille des *Caprinae*, les mâles avec une croissance des cornes plus importante obtiennent des ressources de meilleures qualités, sont plus résistants aux parasites (Luzón *et al.*, 2008) et ont du sperme de meilleure motilité (Santiago-Moreno *et al.*, 2007).

La taille des cornes varie entre les populations, notamment en raison des différences au niveau du climat, des caractéristiques du sol (Chirichella *et al.*, 2013) et de la disponibilité des ressources alimentaires (Festa-Bianchet *et al.*, 2004). Pour les mouflons, un compromis est à faire entre la quête alimentaire et le risque de prédation puisque les ressources alimentaires sont plus abondantes loin des terrains très escarpés, qui sont utilisés pour éviter les prédateurs (Bleich *et al.*, 1997). Ainsi, un individu moins vigilant pourra se concentrer davantage dans la recherche de nourriture, mais il sera davantage exposé à la prédation (Lima and Dill, 1990; Frid, 1997).

### **Rescousse phénotypique**

En théorie, les refuges, zones exemptes de chasse et d'autres types d'exploitation, peuvent jouer un rôle dans la sauvegarde de la diversité génétique et dans le maintien de la taille de la population ainsi que de la structure d'âge (Carr and Reed, 1993; Quinn *et al.*, 1993). Dans le cas des mouflons étudiés ici, les refuges consistent en des parcs nationaux et provinciaux où aucune chasse n'est permise. À cet égard, les populations habitant les zones protégées ont le potentiel de restaurer les allèles associés à la taille des cornes dans les zones adjacentes à condition que les échanges génétiques entre les zones protégées et non protégées soient suffisants et aient lieu principalement des refuges vers les zones exploitées (Hogg, 2000; Palumbi, 2003; Tenhumberg *et al.*, 2004; Hogg *et al.*, 2006; Coltman, 2008). En effet, si le taux de mouvement et le flux de gènes sont trop faibles, les deux zones agiront comme des populations indépendantes et les

forces de sélection artificielle et naturelle amèneront des divergences génétiques entre ces populations (Tenhumberg *et al.*, 2004). La rescousse génétique, définie comme étant la contribution génétique des immigrants qui entraîne une meilleure valeur adaptative à la population (Whiteley *et al.*, 2015), est nécessaire et précède toute rescousse phénotypique. Par ailleurs, la rescousse démographique réfère seulement à la dynamique de dispersion des individus, soit l'augmentation en nombre d'individus non sélectionnés afin de tamponner l'impact des événements stochastiques et contrebalancer les effets Allee (Brown and Kodric-Brown, 1977; Freckleton *et al.*, 2005; Carlson *et al.*, 2014). À cet effet, l'immigration peut jouer un rôle clé dans le processus de rescousse d'une population de l'extinction si des individus non sélectionnés migrent et augmentent la taille ou la valeur adaptative de la population (Brown and Kodric-Brown, 1977; Hufbauer *et al.*, 2015). Tout comme Dunlop *et al.* (2009) le suggèrent pour les poissons pêchés et Tenhumberg *et al.* (2004) pour les kangourous roux (*Macropus rufus*), la présence de refuges est un outil de gestion prometteur afin de contrebalancer l'effet de la sélection induite par l'humain dans les zones exploitées. Cependant, peu d'études empiriques portant sur l'efficacité des refuges ont eu lieu, notamment en milieu terrestre (Pelletier *et al.*, 2014). Parmi ces études, Crosmar *et al.* (2013) ont montré que la taille des cornes des impalas chassés au Zimbabwe diminue avec la distance à un parc national. Or, des résultats contraires ont été trouvés par les mêmes auteurs pour les Grands koudous (*Tragelaphus strepsiceros*) et l'hippopotame noir: les mâles pourvus des plus longues cornes étaient tués plus loin des parcs nationaux (Crosmar *et al.*, 2013). Cela peut s'expliquer par le fait que la pression de chasse était plus élevée près des parcs nationaux, créant ainsi une barrière de dispersion des mâles vers les autres zones chassées (Crosmar *et al.*, 2013).

La réglementation de la chasse aux trophées en Alberta stipule que seuls les béliers dont les cornes atteignent une courbure minimale de 4/5 de boucle peuvent être récoltés (voir Annexe 1). Lors des inventaires aériens hivernaux de 2011 à 2013 en Alberta, il a été rapporté qu'il y avait environ 13% plus de béliers pouvant être chassés, sur l'ensemble des mâles, à l'intérieur des parcs nationaux, comparativement aux zones de chasse (Government of Alberta, 2015). Parallèlement, Pelletier *et al.* (2014) montraient que les béliers chassés près des refuges avaient des cornes 3% plus grandes que ceux prélevés loin des refuges. L'augmentation de la taille des

cornes des béliers tués près des refuges serait due au comportement des mâles qui se déplacent pour le rut, qui a lieu de la fin novembre jusqu'à la fin décembre (Geist, 1971; Hogg, 2000), après la saison de chasse qui se termine à la fin octobre (Pelletier and Festa-Bianchet, 2006; Pelletier *et al.*, 2006, 2014). Conséquemment, durant cette période où les béliers peuvent se déplacer sur des dizaines de kilomètres (Festa-Bianchet, 1986), des chasseurs récoltent des béliers pourvus de grandes cornes qui sortent possiblement des parcs nationaux (Pelletier *et al.*, 2014). En revanche, la taille moyenne des cornes des béliers récoltés diminuait au fil des années au même taux que ce soit proche ou loin des refuges, suggérant que les mouvements entre les populations à l'intérieur et à l'extérieur des refuges sont insuffisants pour qu'il y ait rescousse phénotypique de ce trait et ainsi tamponner les effets sélectifs (Pelletier *et al.*, 2014). Toutefois, cette étude a utilisé une variable dichotomique à très grande échelle de distance au refuge: les béliers prélevés dans les zones de gestion de chasse adjacentes aux parcs étaient considérés comme « proche » tandis que ceux non adjacents comme « loin ». À cet égard, il serait intéressant d'approfondir l'étude de Pelletier *et al.* (2014) en Alberta en ayant une variable continue de distance euclidienne de la récolte aux refuges. De manière complémentaire, il serait pertinent de déterminer à quelle échelle les effets de la proximité des refuges peuvent être détectés en utilisant la superficie relative d'aires protégées trouvées au sein de différents rayons de zone tampon autour des localisations de béliers abattus. Ainsi, il faudrait explorer les effets des refuges à fine échelle afin de déterminer si la taille des cornes et l'âge à la récolte sont influencés par la distance aux refuges ou plutôt essentiellement par la proportion de refuges présents à proximité des mâles afin de procurer une rescousse phénotypique.

### **Objectifs et importance de l'étude**

Un des défis contemporains est de concilier l'exploitation de la faune sauvage sans compromettre sa pérennité. En ciblant les mâles avec des caractères sexuels secondaires imposants, la chasse aux trophées sélectionne certains phénotypes. Considérant que la récolte sélective peut directement affecter la reproduction et le recrutement futur (Kingsolver *et al.*, 2001) et que la taille des cornes des mâles est liée au succès reproducteur (Geist, 1971; Coltman *et al.*, 2002), il importe de considérer des solutions pour contrer ce déclin temporel de la taille des cornes. À ce titre, les refuges, zones exemptes de chasse, pourraient atténuer l'effet de la



sélection artificielle dans les zones chassées (Tenhumberg *et al.*, 2004), et ce, si des individus non sélectionnés provenant de ces refuges vont se reproduire dans les zones chassées (Carr and Reed, 1993; Quinn *et al.*, 1993).

Ma maîtrise a comme objectif principal d'étudier les effets des refuges, aires protégées où aucune chasse n'est permise, sur la taille des cornes des mouflons d'Amérique mâles chassés au trophée en Alberta (1975-2013). La réglementation actuelle, s'appuyant sur une courbure de cornes minimale, et donc de longueur de cornes, fait en sorte que les béliers ayant une croissance rapide des cornes sont plus sujets à être récoltés à un jeune âge que ceux ayant une croissance des cornes ralentie. En fait, j'explore les effets de la distance et de la proximité des refuges sur la taille des cornes, un trait sexuel secondaire, et l'âge moyen à la récolte des béliers chassés. On suppose que les mâles qui sortent des refuges auront des cornes plus grosses étant donné qu'ils ne sont pas sujets à la pression sélective de la chasse au trophée.

Mon projet comporte deux objectifs spécifiques, soit :

- 1) Déterminer si la proximité des refuges a une influence sur la taille des cornes et l'âge à la récolte des mâles. Il est attendu que cet effet provenant de la proximité des refuges diminue avec la distance euclidienne des mâles chassés aux refuges ou avec la proportion d'aires protégées en bordure des refuges ;
- 2) Déterminer si l'effet de la proximité des refuges varie durant la saison de chasse. On s'attend à ce que l'effet soit plus prononcé à la fin de la saison en raison des migrations précoce de certains mâles.

Ce mémoire comporte une introduction générale suivie de deux chapitres. Le deuxième chapitre est un article scientifique rédigé en anglais et soumis à une revue révisée par les pairs qui se concentre sur le premier et le second objectif. Le dernier chapitre présente une conclusion générale avec les résultats clés et leurs implications en gestion de la faune.

### **Historique des populations de mouflons d'Amérique à l'étude**

Cette section historique se fonde principalement sur les informations provenant du plan de gestion de 2015 fait par la division Fish & Wildlife du gouvernement de l'Alberta (Government of Alberta, 2015). Avant l'arrivée des colons blancs, la taille des populations d'ongulés sauvages était affectée principalement par la rigueur des hivers, les maladies, la prédation, la compétition interspécifique et la chasse par les Amérindiens (Stelfox, 1971). Au lendemain de l'introduction des armes à feu en 1850, la récolte par les humains est devenue un facteur limitant. De surcroît, le développement de l'accès au territoire, notamment par les chemins de fer, a favorisé l'arrivée de nouveaux travailleurs et chasseurs aux trophées non-résidents, amplifiant ainsi la chasse aux mouflons (Stelfox, 1971). Outre cette accessibilité accrue, la compétition interspécifique a augmenté en raison de l'introduction du bétail au XX<sup>e</sup> siècle (Stelfox, 1971). Globalement, la distribution du mouflon d'Amérique en Alberta est essentiellement la même que lors de l'arrivée des premiers colons. Les mouflons habitent les Rocheuses en Alberta et dépassent la frontière avec la Colombie-Britannique ainsi que la frontière nord du Montana.

L'effectif des populations de mouflons en Alberta en 1800-1860 était estimé à 10 000, puis il y a eu une réduction drastique, laissant 2000-3000 individus en 1915 (Stelfox, 1971). Ce déclin serait dû à une chasse avec arme à feu excessive et non sélective faite par les explorateurs, les miniers, les travailleurs de chemin de fer et les Amérindiens (Stelfox, 1971). Conséquemment, un plan de gestion a été établi et l'abondance de mouflons a augmenté à environ 4000 individus en 1936 (Stelfox, 1971). À cause des épidémies de pneumonie (Marsh, 1938; Monello *et al.*, 2001; Cassirer and Sinclair, 2007) combinées au surbroutement des zones utilisées par les ongulés sauvages et domestiques, plusieurs populations de mouflons ont décliné dans les années 1940. Conséquemment, les trophées de béliers étaient rares et les chasseurs récoltaient principalement des jeunes mâles.

De l'automne 1965 jusqu'en 1969, une saison de chasse d'une durée de deux semaines en novembre a été introduite dans les *Wildlife Management Units* S436 et S438, deux sous-unités de district de chasse, dans le but d'augmenter les récoltes. Cette extension permettait de récolter les béliers qui demeuraient l'été dans les parcs nationaux et migraient en dehors des parcs pour

le rut en novembre, une fois que la saison de chasse régulière était terminée. La longueur des cornes moyenne pendant cette saison était supérieure à celle des béliers pris dans la même région pendant la saison de chasse régulière.

La réglementation est devenue plus restrictive en 1968 en définissant les mâles légaux comme étant ceux pourvus de cornes de 4/5 de boucle (Annexe 1). Afin de réguler les populations, la chasse aux jeunes et aux femelles a été introduite en 1966. À cette époque, la taille des trophées était remarquable. En effet, parmi les 100 plus grands trophées de béliers récoltés en 1981 en Amérique du nord, 60 d'entre eux provenaient de l'Alberta. En 1996, il y a eu l'instauration de la limite légale de la boucle complète des béliers dans les *Sheep Management Areas* 1 et 5, deux unités de gestion de chasse (Annexes 1 et 2). Depuis l'enregistrement obligatoire des trophées en 1971, la récolte des béliers a augmenté jusqu'au milieu des années 1980, s'est stabilisée et a eu un point culminant en 1992. Après cette date, les récoltes ont décliné d'environ 25% et se sont stabilisées (Annexe 3 pour voir la distribution de la récolte et des permis délivrés aux chasseurs résidents et non-résidents). Au milieu des années 1990, le taux de succès des chasseurs résidents a décliné à 7% (Festa-Bianchet *et al.*, 2014). Aujourd'hui, le taux de succès est faible et avoisine 5%. Quant au succès des chasseurs non-résidents, il est resté relativement constant avec une moyenne de 47% puisqu'ils font appel à l'expertise des guides de chasse (Festa-Bianchet *et al.*, 2014). La récolte des chasseurs non-résidents s'est maintenue à environ 20% de la récolte totale provinciale (Festa-Bianchet *et al.*, 2014). La répartition temporelle des récoltes de béliers par les chasseurs résidents est bimodale avec des pics d'abattage lors de la première et la dernière semaine de la saison de chasse.

Les béliers en Alberta ayant une croissance rapide peuvent atteindre la taille légale des cornes, soit de 4/5 de boucle, à partir de l'âge de 3-4 ans (Jorgenson *et al.*, 1998; Coltman *et al.*, 2003; Festa-Bianchet *et al.*, 2004, 2014; Pelletier *et al.*, 2012). Cependant, l'âge moyen des béliers récoltés a augmenté de 6.8 à 7.5 ans entre 1974 et 2011 (Festa-Bianchet *et al.*, 2014). Pour la même période, cela concorde avec une diminution de la proportion des mâles âgés de 4 et 5 ans, passant de 25% à moins de 7% (Festa-Bianchet *et al.*, 2014). Au taux de récolte actuel au sud de la rivière Brazeau, il est estimé que plus de 90% du recrutement potentiel annuel de béliers

légaux est récolté. Considérant cette forte pression de chasse sur les mâles légaux, il a été proposé dans le plan de gestion de 2015 de *Alberta Fish & Wildlife* de restreindre la chasse aux béliers possédant une boucle complète, à l'instar de la Colombie-Britannique (Hengeveld and Festa-Bianchet, 2011).

### **Contexte de l'étude et espèce-modèle**

Mon projet se base sur plus de 39 années de suivi des populations de mouflons d'Amérique en Alberta, au Canada. Depuis 1971, les béliers tués à la chasse sont enregistrés obligatoirement pour la prise de données morphologiques. Lors de l'enregistrement, la longueur des deux cornes et la circonférence à la base sont mesurées au millimètre près par le personnel de *Alberta Fish & Wildlife* à l'aide d'un ruban à mesurer flexible le long de la surface frontale selon la technique standardisée de Merchant *et al.* (1982). De plus, l'âge des individus est estimé en comptant le nombre d'anneaux de croissance sur la corne. L'information la plus précise sur la localisation des individus récoltés réside dans les *Alberta Township Survey* (ATS), des subdivisions de l'Alberta en carrés de 6 miles x 6 miles (Annexe 4). De plus, les localisations au niveau des districts de chasse *Wildlife Management Units* et les *Sheep Management Areas* où le bélier a été récolté figurent parmi les informations prises lors de l'enregistrement. Les *Sheep Management Areas* sont des agglomérations de *Wildlife Management Units* établis par les biologistes de l'*Alberta Fish & Wildlife* en fonction de l'information génétique disponible des sous-populations de mouflons et des ruptures topographiques majeures, telles que les vallées longeant les rivières (Annexe 2). Le suivi de la population de mouflons à Ram Mountain, en Alberta, suggère que la taille des cornes des béliers a décliné sur une période de 30 ans, concordant avec la chasse aux trophées (Coltman *et al.*, 2003; Pigeon *et al.*, 2016). Ce schéma est également valable pour l'ensemble des populations de mouflons d'Alberta (Festa-Bianchet *et al.*, 2014). En outre, la moyenne d'âge des béliers récoltés entre 1974 et 2011 a augmenté à l'échelle provinciale, suggérant une diminution du taux de croissance de leurs cornes (Festa-Bianchet *et al.*, 2014). En Alberta, les béliers sont récoltés selon une limite minimum légale des cornes, qui peut varier selon les zones de chasse (4/5 de boucle ou boucle complète; Jorgenson *et al.*, 1993). En Alberta cela varie selon les *Sheep Management Areas*, mais elle est de 4/5 de boucle pour la majorité des zones de chasse (Government of Alberta, 2015). L'instauration d'une

réglementation plus restrictive « boucle complète », s'est faite dans les *Sheep Management Areas* 1 et 5 à partir de 1996. De plus, il n'y a aucune limite dans le nombre de permis délivrés aux résidents de cette province. Autrement dit, ce qui limite la récolte de trophées est essentiellement la disponibilité des béliers légaux, sans quota de permis, résultant potentiellement en une forte pression de chasse (Pelletier *et al.*, 2014). L'Alberta abrite les plus grandes populations de mouflons en Amérique du Nord, dont 4500 habitent les parcs nationaux et 6970 occupent les terres provinciales, et compte à elle seule 15% des mouflons d'Amérique du continent (Government of Alberta, 2015). Néanmoins, les populations de mouflon en Alberta sont davantage concernées par les effets sélectifs de la chasse aux trophées que d'autres juridictions en Amérique du Nord pour les raisons suivantes : la restriction de la limite légale des cornes est moindre dans la plupart de la province ; le nombre de permis n'est pas limité ; l'Alberta a le taux de récolte de mâles légaux le plus élevé, soit de 40% de plus que les autres juridictions (Government of Alberta, 2015). En outre, la chasse au trophée de mouflons a une importance économique non négligeable. En effet, le revenu de cette chasse aux trois niveaux de gouvernement, soit fédéral, provincial et local, a été estimé à 55 millions de dollars canadiens en 2008 (Government of Alberta, 2015). Afin de soutenir une telle chasse ainsi que les intérêts des chasseurs, il est important de considérer des solutions pour contrer ce déclin observé dans la taille des cornes. En effet, la nécessité d'ajuster les stratégies de gestion de chasse et de conservation des habitats est d'autant plus criante que la taille des cornes, un trait lié au succès reproducteur, est en déclin pour l'ensemble de l'Alberta chez cette espèce fort convoitée par la chasse aux trophées. Un déclin semblable a été documenté pour les mouflons de Stone (*Ovis dalli stonei*) dans des zones de la Colombie-Britannique subissant une forte pression de chasse (Douhard *et al.*, 2016).

À ce jour, peu d'études empiriques portant sur l'efficacité des refuges en milieu terrestre à tamponner les effets de la récolte sélective ont eu lieu. Les résultats de cette maîtrise, basés sur près de 40 ans de données, donneront une vue d'ensemble du potentiel des refuges comme outils de gestion. En outre, les conclusions de cette étude pourront outiller les gestionnaires de la faune et de l'habitat des mouflons afin de cibler le rôle des aires protégées sur la taille des cornes des

mouflons et évaluer s'il y a rescousse phénotypique des aires protégées vers les zones chassées lors de la migration précoce.

## **CHAPITRE 2**

# **PROTECTED AREAS AS POTENTIAL SOURCE OF SPORT HARVESTED TROPHY ANIMALS**

par

Yoanna Poisson, Marco Festa-Bianchet & Fanie Pelletier

### **Introduction de l'article**

Ce chapitre fait l'objet d'un manuscrit qui a été soumis à *Journal of Applied Ecology* le 1er novembre 2018. Il porte sur l'effet des aires protégées sur la taille des cornes des mouflons d'Amérique chassés en Alberta. Il existe très peu d'études à long terme sur l'efficacité des refuges à tamponner les effets de la récolte sélective sur les mammifères terrestres en milieu naturel. Les résultats innovateurs de ce projet, basés sur près de 40 ans de données et avec des milliers de mesures de cornes d'animaux récoltés à la chasse, donnent une vue d'ensemble de l'effet des aires protégées, exemptes de chasse, sur la taille des cornes des mouflons d'Amérique chassés à l'échelle de l'Alberta ainsi que sur leur âge moyen à la récolte. En outre, les conclusions de cette étude fourniront des pistes pour les gestionnaires de la faune afin de cibler le rôle et le potentiel des aires protégées comme outil de gestion.

### **Contribution des auteurs**

J'ai effectué le nettoyage de la base de données fournie par *Alberta Fish & Wildlife*, l'intégralité des analyses statistiques et rédigé ce manuscrit. La Pre Fanie Pelletier et le Pr Marco Festa-Bianchet ont nettement amélioré le manuscrit en émettant des suggestions et des commentaires constructifs et en aidant à établir les analyses pertinentes à faire. Ils sont tous deux impliqués dans les projets touchant le suivi à long terme des mouflons d'Amérique mâles chassés en Alberta. En outre, ils m'ont appuyée dans la réalisation du traitement des données ainsi que dans la rédaction de ce chapitre.

## Summary

1. Sustainable wildlife exploitation must minimize its impacts on the ecology and evolution of exploited species, and avoid affecting populations inside protected areas. Intense phenotype-based selective harvests can induce evolutionary change. Refuges could mitigate those evolutionary effects if unselected individuals from harvest refuges migrated and reproduced in hunted areas. The role of harvest refuges on phenotypic rescue of trophy-hunted species, however, has rarely been tested.
2. We investigated spatial and temporal variation in the effect of refuges on horn size and age at harvest in bighorn sheep (*Ovis canadensis*). We analyzed data on 5 826 males harvested over 39 years in Alberta, Canada.
3. Horn length, a trait targeted by hunters, and age at harvest increased with the proportion of refuges within a 25-km radius around each kill. Horn base circumference, however, was independent of proximity to refuges.
4. The number of males harvested increased during the last 10 days of the hunting season in October, corresponding with the timing of bighorn sheep breeding migration. Males shot during those 10 days were on average 17% closer to a refuge than males shot earlier in the season. Our results suggest that some males exit refuges late in the hunting season and are shot. Once harvested, males cannot contribute to phenotypic rescue. Uncertainty remains about the proportion of males exiting refuges before and after the end of the hunting season and whether some survive to reproduce.
5. *Synthesis and applications*. Harvest refuges are unlikely to provide phenotypic rescue to hunted populations of bighorn sheep in Alberta, because males exiting refuges are at risk of harvest before they mate. To ensure sustainable management, hunting regulations near harvest refuges must account for possible seasonal movements of unselected animals. For phenotypic rescue to be effective, unselected males must reproduce before they are shot.

**Key-words:** Bighorn sheep, harvest refuge, horn size, phenotypic rescue, protected areas, size-selective harvest, source-sink dynamics, trophy hunting.



## Résumé

1. L'exploitation durable de la faune sauvage doit minimiser les impacts sur l'écologie et l'évolution des espèces exploitées et réduire ses effets sur les populations dans les aires protégées. Une intense récolte sélective peut induire des conséquences évolutives. Les refuges, où aucune chasse n'est permise, peuvent tamponner les effets évolutifs de la récolte sélective si des individus provenant des refuges migrent et se reproduisent dans les zones chassées. Cependant, le rôle des refuges sur la rescousse phénotypique des espèces chassées pour le trophée a rarement été évalué.
2. Nous avons étudié les variations spatiales et temporelles dans l'effet des refuges sur la taille des cornes et l'âge à la récolte dans les populations chassées de mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*). Nous avons analysé les données sur 5 826 béliers récoltés sur 39 ans (1975-2013) en Alberta, Canada.
3. La longueur des cornes, un trait ciblé par les chasseurs, et l'âge à la récolte augmentaient avec la proportion de refuges dans une zone tampon de 25 km autour de chaque localisation de bélier tué. Toutefois, la circonférence à la base des cornes était indépendante de la proximité aux refuges.
4. Le nombre de béliers récoltés augmentait pendant les 10 derniers jours de la saison de chasse en octobre, correspondant avec le début de la migration pour le rut. Ces béliers étaient en moyenne 17% plus près d'un refuge que ceux récoltés plus tôt pendant la saison de chasse. Nos résultats suggèrent que certains mâles sortent des refuges vers la fin de la saison de chasse et sont récoltés. Ces mâles ne peuvent donc pas contribuer à la rescousse phénotypique. Cependant, de l'incertitude demeure quant à la proportion de mâles qui sortent des refuges avant et après la saison de chasse et qui survivent pour se reproduire.
5. *Synthèse et applications.* Il est peu probable que les refuges assurent une rescousse phénotypique aux populations chassées de mouflon d'Amérique en Alberta puisque certains mâles qui sortent des refuges sont à risque d'être récoltés avant de s'être reproduits. Pour assurer une exploitation durable, les réglementations de chasse près des refuges doivent prendre en considération les patrons de mouvements saisonniers des

animaux. Pour qu'une rescousse phénotypique soit efficace, les mâles doivent se reproduire avant d'être récoltés.

**Mots-clés** : Aires protégées, chasse au trophée, dynamique source-puit, mouflon, récolte sélective, refuges, rescousse phénotypique, taille des cornes.

## Introduction

Harvest of animals whose home ranges overlap protected areas is a major concern for the conservation of biological diversity, especially when protected areas are small, and harvest rates are high, as reported for lions (*Panthera leo*) (Loveridge *et al.* 2007). Alternatively, protected areas can be part of a large-scale management system to support harvested populations, particularly in marine environments (Baskett *et al.* 2005). For trophy-hunted species, which can provide substantial income to support conservation activities (Di Minin, Leader-Williams & Bradshaw 2016), protected areas may also be a source of unselected individuals, countering the potential evolutionary effects of selective harvest (Pigeon *et al.* 2016).

Selective harvesting can exert strong pressure on the phenotype of harvested species (Ernande, Dieckmann & Heino 2004; Baskett *et al.* 2005; Fenberg & Roy 2008). High harvest rates of males with large secondary sexual characters such as horns, antlers or tusks can affect the mean and the variability of those traits, and reverse the relationship between male fitness and trait size from that seen in unharvested populations (Allendorf & Hard 2009). Regulations enforcing size-selective harvesting are frequently used to protect young males. Intense size-selective harvest, however, may favor individuals with slower growth (Tenhumberg *et al.* 2004). For instance, modelling studies on moose (*Alces alces*; Hundertmark *et al.* 1983) and elk (*Cervus elaphus*; Thelen 1991) suggested that size-selective harvesting may change the frequency of alleles affecting antler growth. Selective harvesting may reduce population growth if alleles associated with trophy size also affect life history traits (Hartl *et al.* 2003; Coltman *et al.* 2005). Rates of phenotypic change due to anthropogenic selective pressures are higher than those induced by natural selection (Darimont *et al.* 2009) because harvest-induced selective pressures are often stronger than natural selection (Conover, Munch & Arnott 2009). Selective harvest may thus have undesirable evolutionary consequences in harvested populations, such as shorter horns in wild sheep (Garel *et al.* 2007; Hengeveld & Festa-Bianchet 2011; Douhard *et al.* 2016; Pigeon *et al.* 2016). Decreasing horn growth over time was also documented by Crosmarby *et al.* (2013) for trophy-hunted male impala (*Aepyceros melampus*) and sable antelope (*Hippotragus niger*) in Zimbabwe. For greater kudu (*Tragelaphus strepsiceros*), however, horn growth increased over time.

The genetic effects of intense selective hunting may be alleviated if unselected individuals from harvest refuges reproduce in hunted areas (Carr & Reed 1993; Quinn, Wing & Botsford 1993; Tenhumberg *et al.* 2004; Baskett *et al.* 2005; Dunlop *et al.* 2009). Genetic rescue, a genetic contribution from immigrants that increases population fitness (Whiteley *et al.* 2015), is required for phenotypic rescue. On the other hand, demographic rescue occurs when immigrants buffer stochastic fluctuations and counteract Allee effects (Freckleton *et al.* 2005; Carlson, Cunningham & Westley 2014). Immigration may be a key part of a rescue process if unselected immigrants reproduce and increase population size or population fitness (Hufbauer *et al.* 2015).

Most research on harvest refuges has focused on marine ecosystems, where size-selective fishing can lead to phenotypic and evolutionary changes over a few generations (reviewed in Hutchings & Fraser 2008). Intense selective fishing can affect growth rates, timing of maturation (reviewed by Heino & Godø 2002). Marine protected areas (Pauly *et al.* 2002) may help population recovery, increase population persistence, and protect source populations that may sustain fished populations (Murray *et al.* 1999; Baskett *et al.* 2005). A large marine harvest refuge may increase average age and size at maturation in exploited areas, if protected areas provide a source of individuals not subjected to heavy pre-breeding harvest (Trexler & Travis 2000).

The potential for harvest refuges to mitigate the selective effects of trophy hunting on secondary sexual traits in terrestrial mammals has rarely been tested. Crosmarty *et al.* (2013) showed that horn size decreased with distance from a harvest refuge in Zimbabwe for only 1 of 3 ungulate species. Pelletier *et al.* (2014) found that the horns of bighorn males harvested near refuges were 3% longer than those of males harvested far from refuges in Alberta, Canada. They suggested that males moved from refuges to hunted areas, but that migration was insufficient to provide a phenotypic rescue, as horn size declined over time at the same rate in areas near and far from refuges (Pelletier *et al.* 2014). That analysis, however, compared *Wildlife Management Units* that did and did not border protected areas, and could not quantify the spatial extent of a possible

effect of harvest refuges on male horn size. Here, we analyze a larger data set at a finer spatial scale to test whether proximity to refuges affects horn size and age structure of harvested males.

The efficiency of refuges as a source of unselected individuals can vary over time and space, depending on animal behavior. Phenotypic rescue would be less efficient if males that emigrated were at risk of harvest before they bred. Also, if males prefer to move to areas with reduced competition, such as hunted areas where potential competitors have been shot (Hogg 2000), protected areas may suffer a decrease in genetic variability over time, as migration may be mostly unidirectional. There is limited information on the breeding migrations of male ungulates, including mountain sheep (Hogg 2000). Festa-Bianchet (1986; 1991) found that 33% (annual range 20-50%) of males from Sheep River, Alberta, left their natal home range to rut elsewhere. For the same population, Hogg (2000) found that most males that left rutted in populations 20-25 km away. The breeding migration begins in mid-to late October (Blood 1961; Pelletier & Festa-Bianchet 2006). Thus, if males exit refuges a few weeks before the rut, we might expect them to be harvested only in late October.

Here, we quantify the effects of harvest refuges on horn size and age at harvest for bighorn sheep in Alberta (1975-2013) at a fine spatial scale and within the hunting season. In Canada, trophy hunting selectively removes bighorn males with rapid horn growth at the age of 4-5 years, before the age when large horns provide a high reproductive success (Coltman *et al.* 2002). Because the reproductive success of young males is mostly independent of horn size (Martin *et al.* 2016), that management scheme favors slow horn growth (Coltman *et al.* 2003; Festa-Bianchet *et al.* 2004). Proximity to harvest refuges could influence horn size, but this effect should decline with distance. We also investigated how horn size and age varied over the hunting season in respect to proximity of refuges. We expected that in late October males would begin their pre-rut migration (Pelletier, Hogg & Festa-Bianchet 2006), and become available to hunters outside protected areas. We therefore hypothesized that an influx of males with longer horns exiting national parks (Geist 1971; Demarchi 2004) would increase the size and age of males harvested near refuges in late October. To test these hypotheses, we analyzed a long-term dataset of 5 826 males harvested over 39 years.

## Materials and methods

### *Study area and data collection*

In Alberta, there are about 4500 bighorn sheep in national parks and 7000 in provincial lands (Government of Alberta 2015). Outside protected areas, bighorn males are harvested based on a definition of minimum horn curl. Since 1971, in the vast majority of the province males can be harvested if their horns describe 4/5 of a curl (see Pelletier, Festa-Bianchet & Jorgenson 2012 for a figure of the 4/5 curl regulation). Sheep in Alberta are more vulnerable to harvest-induced evolutionary change than those in other jurisdictions, because the definition of 'legal' ram is more permissive (Wild Sheep Foundation Professional Biologist Meeting Attendees 2008). There are no harvest quotas for resident hunters, and the harvest rate of trophy males is likely about 40% higher than in other jurisdictions (Government of Alberta 2015).

We analyzed data collected by *Alberta Fish & Wildlife* on males harvested by sport hunters over 39 years (1975 to 2013). The hunting season begins in late August or early September and usually ends the last day of October. We did not consider males that were poached, found dead or harvested by First Nations. We also removed 16 individuals with a horn base circumference greater than 50 cm, which is biologically unlikely, 14 with aberrant horn base circumference given the estimated age, and 11 with horn length less than 60 cm. It is nearly impossible for a male to be legally harvested with such short horns (Festa-Bianchet *et al.* 2014). We retained data from 5 826 males for analyses of total horn length and base circumference (cm) of both horns, age at harvest (estimated by counting horn annuli (Geist 1966)), kill date and location at the 'township' scale, an administrative 9.7 x 9.7 km grid of the province. Hunters must register harvested males with *Alberta Fish & Wildlife*. Any Alberta resident can purchase one trophy sheep license per year, but cannot buy a license the year after harvesting a trophy ram. Given a hunting success rate of about 7% (Festa-Bianchet *et al.* 2014), that restriction has a minimal impact on harvest. About 80 additional licenses are available to nonresidents, who must engage a professional guide. We considered only males killed by rifle under the 4/5 curl regulation and

excluded those harvested under a full-curl regulation that applied to a few areas of the province after 1995.

#### *Data handling and variable description*

We used the mean horn base circumference in analyses. For horn length, we used the longest horn because horns often break during fights. We calculated the ratio of horn length to circumference as a measure of shape. For spatial analyses, we calculated the centroid, in decimal degrees, for each Alberta Township Survey (ATS) square where at least one male had been shot. We used the ATS centroid as the kill location, as this was the smallest scale for which locations were reported. We examined kill locations at both the ATS level and the Sheep Management Area level, a much larger spatial scale. Sheep Management Areas were established by *Alberta Fish & Wildlife* biologists based on genetic information and major breaks among sheep subpopulations, such as wide river valleys (see Festa-Bianchet *et al.* 2014 for a map of the 8 Areas). To assess how distance from refuges affected horn size and age at harvest, we estimated the shortest Euclidean distance (km) from the nearest refuge boundary and the proportion of buffer zones around each kill site that overlapped with refuges. We used buffers of 5, 15, 25, and 40-km radii to assess at what distance we could detect an effect. These buffers range from the approximate minimum size of a bighorn sheep winter range (Festa-Bianchet 1986) to the maximal straight-line distance between locations observed for males undergoing breeding commutes before and during the rut (Hogg 2000). All National and Provincial Parks with no sheep hunting season were considered as harvest refuges.

#### *Statistical analyses*

To determine which spatial scale best explained horn size and shape and age at harvest, we developed candidate models including different measures of refuge proximity: shortest Euclidean distance and proportion of harvest refuges at four spatial scales (Tables S2-S6). Euclidean distance tested if the effect of refuges on horn size weakened with distance. We also

sought to assess the scale at which the effects of refuges could be detected. We fitted linear mixed models (Pinheiro & Bates 2000) with the lmer function of the lme4 R package (Bates *et al.* 2015). We used the full model fitted by restricted maximum likelihood and tested the best random effect structure with the likelihood ratio test. Sheep Management Area was included as a random intercept to account for regional differences in horn size and changes in the distribution of harvest over years. Once the best random effect structure was selected, AIC was used to determine the most parsimonious model fitted by maximum likelihood (Burnham & Anderson 2003) (see Tables S2-4 and S6 for model details). Because age-specific horn size declined over time (Festa-Bianchet *et al.* 2014), we included harvest year as a continuous variable. We included latitude, *i.e.* the ATS centroid in decimal degrees, as a control variable because bighorn sheep in Alberta are distributed over a South-North gradient (Gorrell *et al.* 2016) of decreasing horn size. As the beginning and the end of the hunting period changed over years and between Sheep Management Areas, we considered kill date as a 3-level period during the hunting season: beginning (first 10 days), middle (from 10 days after opening day to 11 days before the last day of the season) and end (last 10 days). We chose these dates because harvest typically peaks in the first few and last few days of the season (Government of Alberta 2015). In addition, we sought to test the hypothesis that males shot late in the season near refuges were exiting those refuges (Hogg 2000) and because they came from areas without selective hunting they should have had larger horns after accounting for age. Age at harvest was entered as a quadratic fixed effect, to account for decreasing horn growth with age (Jorgenson, Festa-Bianchet & Wishart 1998). We performed model selections for horn length, base circumference, and horn length:circumference ratio based on AIC. All continuous variables were scaled (mean = 0, variance = 1) and were not multicollinear ( $VIF < 2$ ; Graham 2003). We considered results significant when the 95% confidence intervals of parameter estimates did not overlap zero. Significant results obtained for horn size and age at harvest were further examined using Tukey's post hoc comparisons with the emmeans R package. All statistical analyses were performed in R 3.3.1 (R Core Team 2016) and spatial analyses in ArcMap 10.2.2 (ESRI 2016).



## Results

### *Effect of refuge on horn size and age at harvest*

Horn length increased with the proportion of harvest refuges within 25 km (Figure 1A; Table 1) and with age (Figure 1C; Table 1). Variation in horn length was best explained by a model with a 25-km buffer and an interaction of the proportion of refuges with period within the hunting season, with an AIC weight of 0.29 (model 1, Table S2). A model using a 15-km buffer performed nearly as well (model 2, Table S2). Horn base circumference was independent of the proportion of refuges within 25 km (Figure 1B; Table 2). The significant interaction between hunting season period and proportion of refuges in the 25-km buffer suggested that horn length increased in the last 10 days of the hunting season only near refuges (Table 1). Horn length decreased from south to north.

A model with the Euclidean distance from refuges best explained variation in horn base circumference (model 1, Table S3). However, the 95 % confidence interval of Euclidean distance overlapped 0, and the  $\Delta$ AIC between models 1 and 2, with no effect of distance from refuges, was only 0.77 (Table S3), suggesting that distance from refuges did not explain variation in base circumference. Hunting season period had no effect on horn circumference. Age at harvest, harvest year and latitude had weak but significant negative effects on horn circumference.

**Table 1. Estimates ( $\beta$ ), standard error (SE), and 95% confidence interval of the fixed effects included in the best model explaining horn length of harvested bighorn sheep males in Alberta, Canada, 1975-2013 (see Table S2). Estimates whose 95% confidence intervals exclude 0 are in bold. Period refers to the timing of harvest during the hunting season (beginning, middle or end). All numerical variables were scaled.**

| Fixed effects                                      | $\beta$       | SE            | 95% Confidence interval |               |
|--|---------------|---------------|-------------------------|---------------|
|  |               |               | Lower limit             | Upper limit   |
| <b>Intercept</b>                                   | <b>84.225</b> | <b>1.827</b>  | <b>80.088</b>           | <b>88.300</b> |
| Proportion of refuges within a 25-km buffer radius | 0.249         | 0.132         | -0.011                  | 0.509         |
| Period-group 2                                     | -0.095        | 0.168         | -0.424                  | 0.234         |
| Period-group 3                                     | 0.333         | 0.194         | -0.048                  | 0.714         |
| <b>Latitude</b>                                    | <b>-4.002</b> | <b>0.381</b>  | <b>-4.801</b>           | <b>-3.197</b> |
| <b>Age</b>   | <b>3.865</b>  | <b>0.074</b>  | <b>3.720</b>            | <b>4.010</b>  |
| <b>Age<sup>2</sup></b>                             | <b>-0.750</b> | <b>0.073</b>  | <b>-0.893</b>           | <b>-0.607</b> |
| <b>Year</b>  | <b>-0.350</b> | <b>0.074</b>  | <b>-0.495</b>           | <b>-0.206</b> |
| 25-km radius buffer x period-middle                | 0.307         | 0.170         | -0.027                  | 0.641         |
| <b>25-km radius buffer x period-end</b>            | <b>0.401</b>  | <b>0.184</b>  | <b>0.040</b>            | <b>0.763</b>  |
| Random effect                                      | Variance      | Std. deviance |                         |               |
| Sheep Management Area                              | 26.40         | 5.138         |                         |               |
| Residuals  | 29.95         | 5.473         |                         |               |

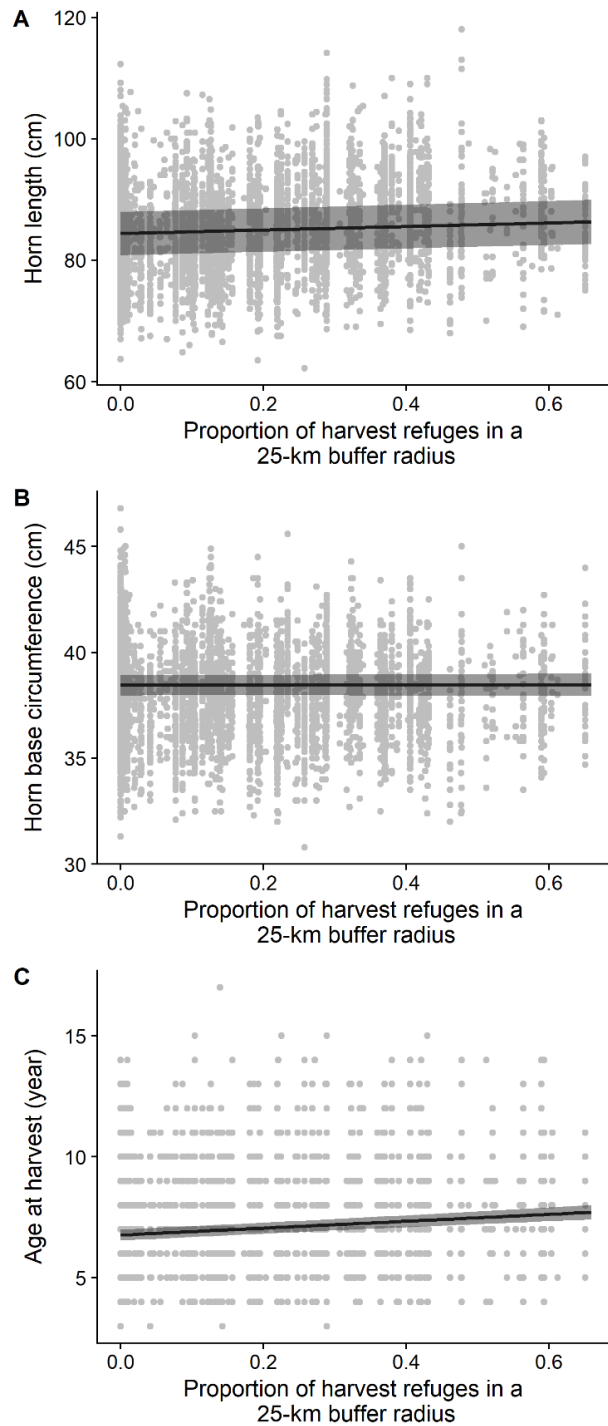
**Table 2. Estimates ( $\beta$ ), standard error (SE), and 95% confidence interval of the fixed effects included in the best model explaining horn base circumference of harvested bighorn males in Alberta, Canada, 1975-2013 (see Table S3). Estimates whose 95% confidence intervals exclude 0 are in bold. Period refers to the timing during the hunting season when males were shot (beginning, middle or end). All numerical variables were scaled.**

| Fixed effects         | $\beta$       | SE            | 95% Confidence interval |               |
|-----------------------|---------------|---------------|-------------------------|---------------|
|                       |               |               | Lower limit             | Upper limit   |
| <b>Intercept</b>      | <b>38.506</b> | <b>0.254</b>  | <b>37.945</b>           | <b>39.064</b> |
| Euclidean distance    | -0.066        | 0.039         | -0.143                  | 0.012         |
| Period-middle         | -0.047        | 0.057         | -0.160                  | 0.065         |
| Period-end            | -0.040        | 0.066         | -0.170                  | 0.089         |
| <b>Latitude</b>       | <b>-0.280</b> | <b>0.108</b>  | <b>-0.496</b>           | <b>-0.067</b> |
| <b>Age</b>            | <b>-0.131</b> | <b>0.025</b>  | <b>-0.180</b>           | <b>-0.081</b> |
| Age <sup>2</sup>      | -0.020        | 0.025         | -0.069                  | 0.029         |
| <b>Year</b>           | <b>-0.051</b> | <b>0.025</b>  | <b>-0.100</b>           | <b>-0.001</b> |
| Random effect         | Variance      | Std. deviance |                         |               |
| Sheep Management Area | 0.483         | 0.695         |                         |               |
| Residuals             | 3.532         | 1.879         |                         |               |

**Table 3. Estimates ( $\beta$ ), standard error (SE), and 95% confidence interval of fixed effects included in the best model explaining age at harvest of bighorn males in Alberta, Canada, 1975-2013 (see Table S6). Estimates whose 95% confidence intervals exclude 0 are in bold. Period refers to the timing during the hunting season when males were shot (beginning, middle or end). All numerical variables were scaled.**

| Fixed effects   | $\beta$       | SE            | 95% Confidence interval |               |
|---|---------------|---------------|-------------------------|---------------|
|   |               |               | Lower limit             | Upper limit   |
| <b>Intercept</b>  | <b>7.037</b>  | <b>0.120</b>  | <b>6.747</b>            | <b>7.288</b>  |
| <b>Proportion of refuges within a 25-km buffer radius</b> | <b>0.233</b>  | <b>0.028</b>  | <b>0.176</b>            | <b>0.288</b>  |
| <b>Period-middle</b>                                      | <b>-0.215</b> | <b>0.054</b>  | <b>-0.322</b>           | <b>-0.109</b> |
| Period-end  | 0.080         | 0.063         | -0.043                  | 0.204         |
| Latitude  | 0.147         | 0.073         | -0.035                  | 0.290         |
| <b>Year</b>   | <b>0.107</b>  | <b>0.024</b>  | <b>0.060</b>            | <b>0.154</b>  |
| Random effect   | Variance      | Std. deviance |                         |               |
| Sheep Management Area                                     | 0.093         | 0.302         |                         |               |
| Residuals   | 3.205         | 1.790         |                         |               |

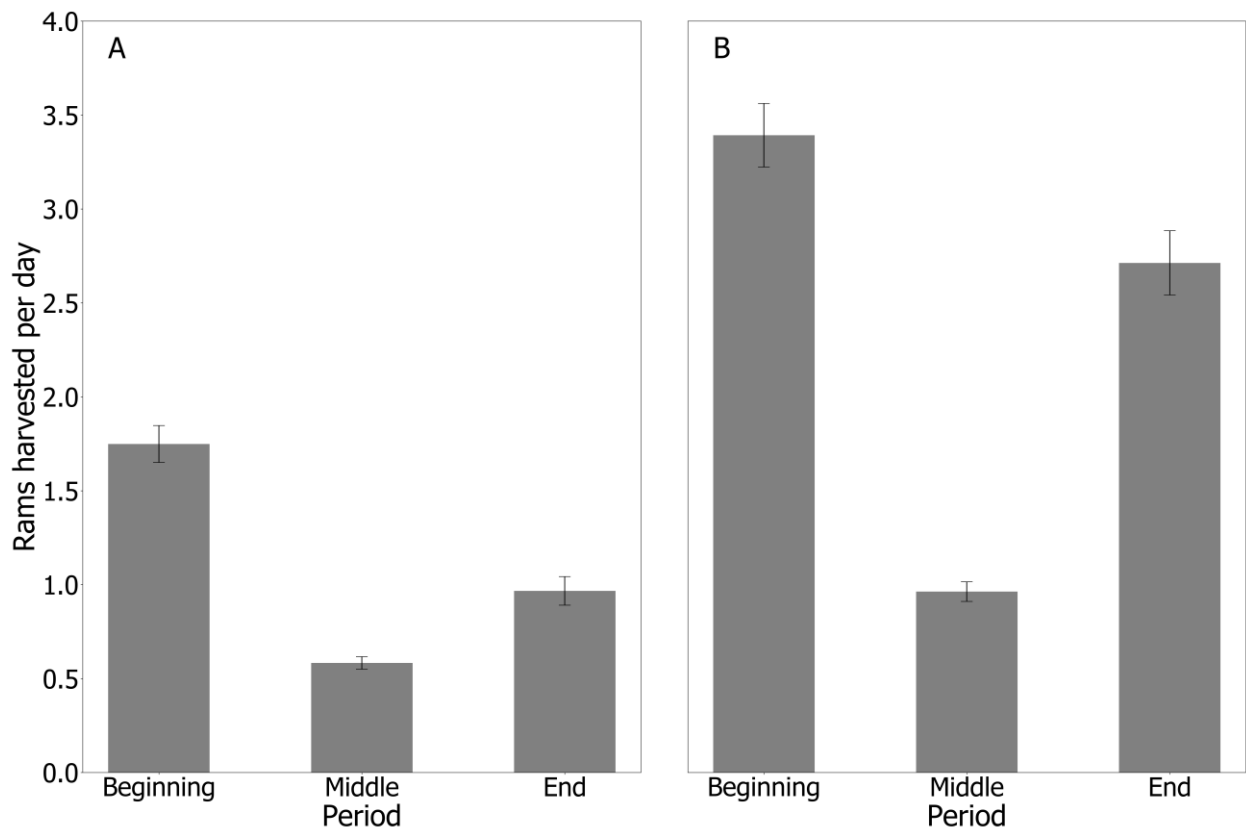
The model with the 15-km radius buffer best explained variability in horn length:circumference ratio, with an AIC weight of 0.82 (model 1, Table S4). The ratio increased with the proportion of refuges within a 15-km buffer (Table S5). On average, a male with 38-cm horn base circumference had a horn length of 85.5 cm in areas with no refuges within 15 km, and a length of 87.7 cm if it was shot in an area with 75% protected areas (*i.e.* maximum of refuges within the 15-km buffer; Table S1). Harvest year and latitude had significant negative effects on this ratio. The 25-km buffer best explained variability in age at harvest, with an AIC weight of 0.53 (model 1, Table S6). Proportion of harvest refuges in the 25-km buffer and harvest year had significant positive effects on age at harvest (Table 3).



**Figure 1. Relationship between A) horn length (cm), B) horn base circumference (cm), C) age and the proportion of harvest refuges in a 25-km buffer radius of 5 826 bighorn sheep males harvested in Alberta, Canada, 1975-2013. 95% confidence intervals are shown by shaded area.**

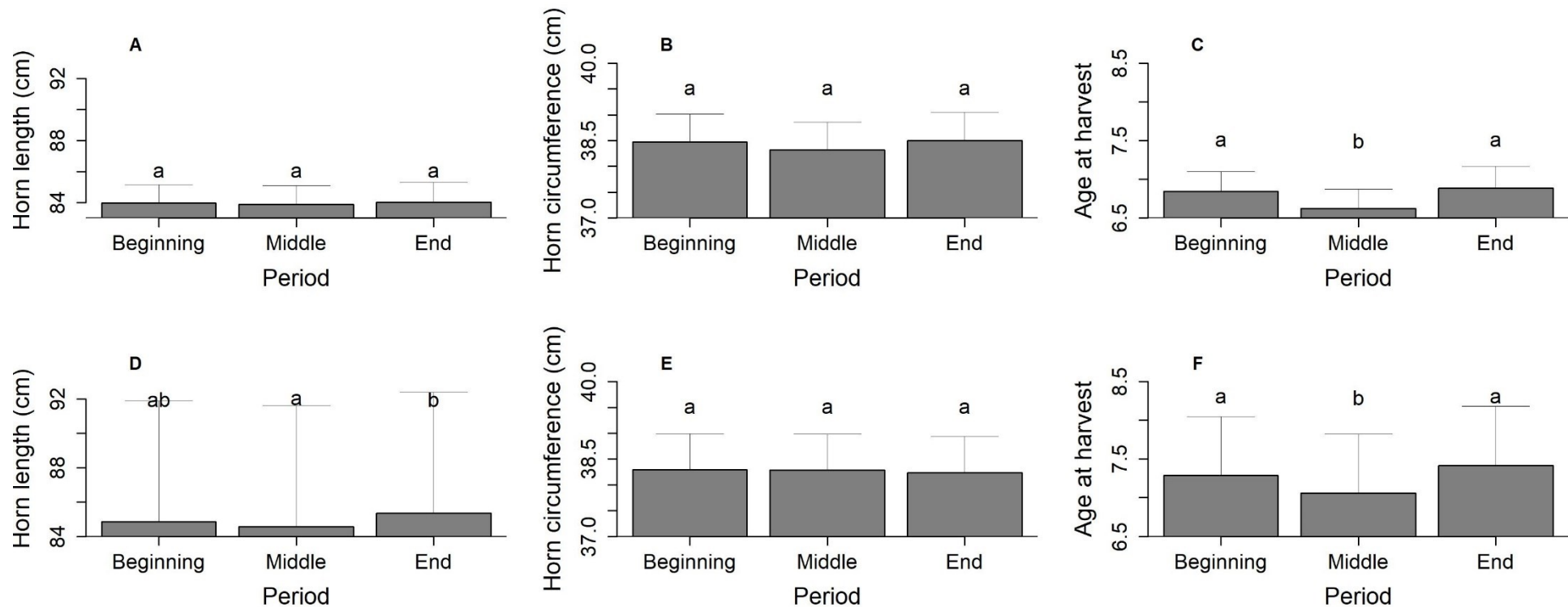
*Temporal dynamics of horn size, age at harvest and spatial distribution of harvest*

After the first 10 days of the season, harvest declined independently of distance from refuges (Figure 2). A second peak in harvest at the end of the season was only detected in areas with at least some refuges within 25 km (Figure 2). On average, males killed during the last 10 days of the season were 17% closer to refuges (4.2 km) than males shot earlier in the season.



**Figure 2. Mean number of bighorn males harvested per day A) in areas with no protected areas within a 25-km radius (N = 1911) and B) in areas with some protected areas within 25 km (N = 3915), according to the timing of the hunting season (beginning, middle or end, see text) in Alberta, Canada between 1975 and 2013. Vertical lines indicate standard error.**

Accounting for age, horn length increased during the last 10 days of the season, but this increase was significant only near protected areas (Figure 3A & 3D), where horn length increased on average by 1.6 cm compared to earlier in the hunting season. Mean horn circumference did not change during the season (Figure 3B & 3E). The average age at harvest showed a slight but significant decrease during the middle of the season, then increased at the end regardless of location (Figure 3C & 3F). On average, males harvested in the middle of the season were about 0.40 years younger than those shot at its end. Overall, males shot near protected areas were about 0.54 years older than those killed in areas with no refuges within 25 km.



**Figure 3. Predicted effect of adjusted A) horn length (cm), B) horn base circumference (cm), and C) age at harvest for bighorn males shot in areas with no refuges within 25km (N = 1911) and D, E, F) shot in areas with at least some refuges within 25km (N = 3915) at different times during the hunting season (beginning, middle or end, see text) in Alberta, Canada between 1975 and 2013. Vertical lines indicate 95% confidence intervals. Tukey multiple range test differences in horn size and age at harvest for hunting season periods are indicated by different letters.**



## Discussion

Our analyses revealed that horn size and age at harvest of bighorn males increased near refuges, in a pattern consistent with the hypothesis that some males exiting refuges are shot, especially in late October. Kill locations were closer to protected areas in late October, and a late-season peak in harvest occurred only near refuges. In addition, males harvested near refuges late in the season were slightly older and had longer horns for their age, again supporting the hypothesis that mature males exit harvest refuges in late October to prospect for mating opportunities (Hogg 2000). Comparing kill locations with no protected areas within a 25-km buffer and locations with 66% protected areas (*i.e.* maximum of refuges within the 25-km buffer; Table S1), horn length and age at harvest increased by 2.7 cm and 0.9 years respectively. Although males shot late in the season near refuges had longer horns, they showed a decline in horn length over time. Therefore, the selective effects of the intense trophy hunt on provincial lands may have led to a decrease in horn size over time also inside protected areas.

The overall slight positive effect of harvest refuges on horn length, independently of period within the hunting season, supports the hypothesis that migration from inside refuges may partly weaken the artificial selective effect of the trophy hunt. Although migration from refuges may prevent evolutionary change induced by size-selective harvesting (Tenhumberg *et al.* 2004), genetic rescue can only occur if unselected individuals reproduce, and to do so they must survive the hunting season (Pelletier *et al.* 2014). Winter aerial surveys in Alberta between 2011 and 2013 reported that 13% more males were 'legal' inside national parks than in hunted areas (Government of Alberta 2015). Therefore, intrasexual competition for breeding opportunities is likely stronger inside refuges. Hogg (2000) reported that middle-ranking males in a small protected area were likely to leave before the rut, and suggested that by entering hunted areas, where many of their competitors would have been shot, these males may improve their mating success. Consequently, it is reasonable to expect gene flow from harvest refuges to protected areas, but only for males that survive the hunting season or do not begin to prospect for mating opportunities until after the hunting season. Our results underline the need for research on the amount and timing of genetic exchange among protected and hunted areas in terrestrial

environments, not only for mountain sheep but also for other species that face similar landscapes with varying degrees of selective harvest (Loveridge *et al.* 2007; Crosmar *et al.* 2013).

We found no evidence that horn base circumference varied with refuge proximity. Hunting regulations specify a minimum horn curl, which is more affected by length than by base circumference. Base circumference is not directly targeted by hunters (Pelletier *et al.* 2012). While horn length increases with age, horn base circumference nearly stops growing after 6 years of age (Jorgenson *et al.* 1998). In Stone's sheep, intense selective harvest led to a decrease in the horn length:circumference ratio, likely because thicker horns are effective in male-male combat but longer horns increase the chance that a male would fit the definition of 'legal' male (Douhard *et al.* 2016). We found that the horn length:circumference ratio increased near harvest refuges and decreased over time (Table S5), suggesting that intense selective hunting may favor shorter horns for a given base circumference. Horn shape is under selection, as legal status is affected by both length and shape (Tables S4 and S5). Garel *et al.* (2007) found changes in horn shape over 28 years in mouflon (*Ovis gmelini musimon*) males subjected to selective hunting: horn spread decreased for a given horn length. These authors suggested that the change in horn shape was due to selective harvest, as hunters prefer widely flaring horns (Garel *et al.* 2007). The small effect of proximity to refuges on horn length may have important fitness consequences by determining whether or not a male is at risk of harvest. The difference of 2.7 centimeters is similar to that reported by a pedigree-based study of evolutionary changes in horn size (Pigeon *et al.*, 2016).

Crosmar *et al.* (2013) found that impala shot near national parks had longer horns than those shot far from refuges, but reported the opposite trend for greater kudu, and no effect for sable antelope. They attributed this interspecific variability to differences in home range size, which increases with body mass (du Toit 1990). Greater kudu and sable antelope may disperse farther from refuges than the smaller impalas. For greater kudu, they suggested that hunting pressure was higher at the edge of refuges, possibly acting as a barrier to male dispersal into hunting areas (Crosmar *et al.* 2013). They concluded that phenotypic rescue was unlikely, since refuges were not an effective source of immigrants to hunting areas. Bighorn sheep in Alberta may face

a similar scenario. High hunting pressure in late October near refuges may prevent phenotypic rescue to hunting areas. The strong increase in harvest in late October only near refuges suggest that an unknown but possibly substantial part of the provincial harvest relies on males originating from protected areas. The large national parks, combined with the long-distance prospecting behavior of bighorn males (Hogg 2000), could provide a phenotypic rescue and weaken the artificial selective pressure of the intense trophy hunt (Pigeon *et al.* 2016). If the hunting season ended about 10 days earlier, would-be rescuer males exiting protected areas may survive to the rut. To facilitate phenotypic and demographic rescue, managers of hunted areas should account for the timing of possible migrations of animals from protected areas.

As Tenhumberg *et al.* (2004) pointed out, a better understanding of dispersal and breeding migrations of harvested species is essential to assess if harvest refuges can buffer the evolutionary effects of size-selective harvests. Bighorn sheep populations in protected areas may be affected by hunting, if many adult males exit those areas before the rut and are shot in hunted areas. Researchers should test for a possible hunting-induced decline in genetic diversity inside protected areas. If gene flow is mostly from protected areas to the outside, and if most males that leave are harvested, effective population size inside protected areas may decrease.

The impacts of protected areas on harvest outside their boundaries appear very different in marine and terrestrial environments. Moland *et al.* (2013) found that marine refuges increased both the density and size of European lobster (*Homarus gammarus*) and Atlantic cod (*Gadus morhua*). Protected areas led to both demographic and phenotypic rescue in harvested areas (Moland *et al.* 2013). Since dispersal is greater in marine environments, demographic rescue is more likely than in terrestrial environments (Carr *et al.* 2003). The size of a marine protected areas may influence its effectiveness in protecting targeted species against fisheries, especially for species with long dispersal distance (Baskett *et al.* 2005). Although harvest refuges in Alberta, including Banff, Jasper and Waterton National Parks, are large and hold thousands of bighorn sheep (Government of Alberta, 2015), we found limited evidence of phenotypic rescue, consistent with Pelletier *et al.* (2014). There was likely some demographic rescue as 'park' males

may contribute a substantial part of the provincial harvest, raising both biological and ethical questions.

### **Data archiving**

Data will be stored on Dryad Digital Repository upon acceptance of the paper.

### **Authors' contributions**

Y.P, M.F-B. and F.P. conceived the ideas and designed methodology; *Alberta Fish & Wildlife* collected the data; Y.P. analyzed the data and wrote the first draft of the manuscript. All authors contributed critically to the final draft and gave final approval for publication.

### **Acknowledgements**

We thank all *Alberta Fish & Wildlife* personnel who measured harvested sheep since 1971. We are grateful to wildlife biologists Anne Hubbs, Jon Jorgenson and Chiarastella Feder for their assistance with the database. We thank Dr. Audrey Bourret for comments on an earlier draft of the manuscript. This study was financially supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC, Discovery grants to F.P. and M.F.B.), the Canada research chair in Evolutionary demography (to F.P.) and Alberta Conservation Association (grant to M.F.B. and F.P.).

## References

- Allendorf, F.W. & Hard, J.J. (2009) Human-induced evolution caused by unnatural selection through harvest of wild animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 9987–9994.
- Baskett, M.L., Levin, S.A., Gaines, S.D. & Dushoff, J. (2005) Marine Reserve Design and the Evolution in Harvested Fish of Size At Maturation. *Ecological Applications*, **15**, 882–901.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B.M. & Walker, S.C. (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1–51.
- Blood, D.A. (1961) *An Ecological Study of California Bighorn Sheep Ovis Canadensis California (Douglas) in Southern British Columbia*. The University of British Columbia.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. (1977) Turnover Rates in Insular Biogeography : Effect of Immigration on Extinction. *Ecology*, **58**, 445–449.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2003) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd ed. Springer-Verlag, New-York.
- Carlson, S.M., Cunningham, C.J. & Westley, P.A.H. (2014) Evolutionary rescue in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 521–530.
- Carr, M.H., Neigel, J.E., Estes, J.A., Andelman, S., Warner, R.R. & Largier, J.L. (2003) Comparing Marine and Terrestrial Ecosystems : Implications for the Design of Coastal Marine Reserves. *Ecological Applications*, **13**, 90–107.
- Carr, M.H. & Reed, D.C. (1993) Conceptual Issues Relevant to Marine Harvest Refuges: Examples from Temperate Reef Fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**, 2019–2028.
- Coltman, D.W., Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T. & Strobeck, C. (2002) Age-dependent sexual selection in bighorn rams. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269**, 165–172.
- Coltman, D.W., O'Donoghue, P., Hogg, J.T. & Festa-Bianchet, M. (2005) Selection and genetic (co)variance in bighorn sheep. *Evolution*, **59**, 1372–1382.
- Coltman, D.W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J.T., Hogg, J.T., Strobeck, C. & Festa-Bianchet, M. (2003) Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*, **426**, 655–658.
- Conover, D.O., Munch, S.B. & Arnott, S.A. (2009) Reversal of Evolutionary Downsizing Caused by Selective Harvest of Large Fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 2015–2020.
- Crosmary, W.G., Loveridge, A.J., Ndaimani, H., Lebel, S., Booth, V., Côté, S.D. & Fritz, H. (2013) Trophy hunting in Africa: Long-term trends in antelope horn size. *Animal Conservation*, **16**, 648–660.
- Darimont, C.T., Carlson, S.M., Kinnison, M.T., Paquet, P.C., Reimchen, T.E. & Wilmers, C.C.

- (2009) Human predators outpace other agents of trait change in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 952–954.
- Demarchi, R.A. (2004) *Bighorn Sheep, Ovis Canadensis*.
- Douhard, M., Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., Gaillard, J.M. & Bonenfant, C. (2016) Changes in horn size of Stone's sheep over four decades correlate with trophy hunting pressure. *Ecological Applications*, **26**, 309–321.
- Dunlop, E.S., Baskett, M.L., Heino, M. & Dieckmann, U. (2009) Propensity of marine reserves to reduce the evolutionary effects of fishing in a migratory species. *Evolutionary Applications*, **2**, 371–393.
- Ernande, B., Dieckmann, U. & Heino, M. (2004) Adaptive changes in harvested populations: plasticity and evolution of age and size at maturation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, 415–423.
- ESRI. (2016) ArcGIS Desktop.
- Fenberg, P.B. & Roy, K. (2008) Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? *Molecular Ecology*, **17**, 209–220.
- Festa-Bianchet, M. (1986) Site fidelity and seasonal range use by bighorn rams. *Canadian Journal of Zoology*, **64**, 2126–2132.
- Festa-Bianchet, M. (1991) The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Animal Behaviour*, **42**, 71–82.
- Festa-Bianchet, M., Coltman, D.W., Turelli, L. & Jorgenson, J.T. (2004) Relative allocation to horn and body growth in bighorn rams varies with resource availability. *Behavioral Ecology*, **15**, 305–312.
- Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., Jorgenson, J.T., Feder, C. & Hubbs, A. (2014) Decrease in horn size and increase in age of trophy sheep in Alberta over 37 years. *The Journal of Wildlife Management*, **78**, 133–141.
- Fogarty, M.J. (1999) Essential habitat, marine reserves and fishery management. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 133–134.
- Freckleton, R.P., Gill, J.A., Noble, D. & Watkinson, A.R. (2005) Large-scale population dynamics, abundance-occupancy relationships and the scaling from local to regional population size. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 353–364.
- Garel, M., Cugnasse, J.M., Maillard, D., Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M. & Dubray, D. (2007) Selective harvesting and habitat loss produce long-term life history changes in a mouflon population. *Ecological Applications*, **17**, 1607–1618.
- Geist, V. (1966) Validity of horn segment counts in aging bighorn sheep. *The Journal of Wildlife Management*, **30**, 634–635.
- Geist, V. (1971) *Mountain Sheep. A Study in Behavior and Evolution*. University of Chicago Press.
- Gorrell, J., Kneteman, J., Hik, D. & Coltman, D. (2016) *Spatial Genetic Population Structure*

- and Implications for Harvest Management of Alberta's Bighorn Sheep.*
- Government of Alberta. (2015) *Management Plan for Bighorn Sheep in Alberta*. Alberta.
- Graham, M.H. (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, **84**, 2809–2815.
- Hartl, G.B., Zachos, F. & Nadlinger, K. (2003) Genetic diversity in European red deer (*Cervus elaphus* L.): anthropogenic influences on natural populations. *Comptes Rendus Biologies*, **326**, 37–42.
- Heino, M. & Godø, O.R. (2002) Fisheries-induced selection pressures in the context of sustainable fisheries. *Bulletin of Marine Science*, **70**, 639–656.
- Hengeveld, P.E. & Festa-Bianchet, M. (2011) Harvest regulations and artificial selection on horn size in male bighorn sheep. *The Journal of Wildlife Management*, **75**, 189–197.
- Hogg, J.T. (2000) Mating systems and conservation at large spatial scales. *Vertebrate mating systems*, pp. 214–252. World Scientific, Singapore.
- Hufbauer, R.A., Szűcs, M., Kasyon, E., Youngberg, C., Koontz, M.J., Richards, C., Tuff, T. & Melbourne, B.A. (2015) Three types of rescue can avert extinction in a changing environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**, 10557–10562.
- Hundertmark, K.J., Thelen, T.H. & Schwartz, C.C. (1983) Population and genetic effects of selective harvest strategies in moose: a modelling approach. *Alces*, **29**, 225–234.
- Hutchings, J.A. & Fraser, D.J. (2008) The nature of fisheries- and farming-induced evolution. *Molecular Ecology*, **17**, 294–313.
- Jorgenson, J.T., Festa-Bianchet, M. & Wishart, W.D.. (1998) Effects of Population Density on Horn Development in Bighorn Rams. *The Journal of Wildlife Management*, **62**, 1011–1020.
- Loveridge, A.J., Searle, A.W., Murindagomo, F. & Macdonald, D.W. (2007) The impact of sport-hunting on the population dynamics of an African lion population in a protected area. *Biological Conservation*, **134**, 548–558.
- Martin, A.M., Festa-Bianchet, M., Coltman, D.W. & Pelletier, F. (2016) Demographic drivers of age-dependent sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, **29**, 1437–1446.
- Di Minin, E., Leader-Williams, N. & Bradshaw, C.J.A. (2016) Banning Trophy Hunting Will Exacerbate Biodiversity Loss. *Trends in Ecology & Evolution*, **31**, 99–102.
- Moland, E., Olsen, E.M., Knutsen, H., Garrigou, P., Espeland, S.H., Kleiven, A.R., André, C. & Knutsen, J.A. (2013) Lobster and cod benefit from small-scale northern marine protected areas: inference from an empirical before-after control-impact study. *Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences*, **280**, 20122679.
- Murray, S.N., Ambrose, R.F., Bohnsack, J.A., Botsford, L.W., Carr, M.H., Davis, G.E., Dayton, P.K., Gotshall, D., Gunderson, D.R., Hixon, M.A., Lubchenco, J., Mangel, M., MacCall, A., McArdle, D.A., Ogden, J.C., Roughgarden, J., Starr, R.M., Tegner, M.J. & Yoklavich, M.M. (1999) No-take Reserve Networks: Sustaining Fishery Populations and Marine

- Ecosystems. *Fisheries*, **24**, 11–25.
- Pauly, D., Christensen, V., Gu  nette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R. & Zeller, D. (2002) Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, **418**, 689–695.
- Pelletier, F. & Festa-Bianchet, M. (2006) Sexual selection and social rank in bighorn rams. *Animal Behaviour*, **71**, 649–655.
- Pelletier, F., Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J.T. (2012) Data from selective harvests underestimate temporal trends in quantitative traits. *Biology Letters*, **8**, 878–881.
- Pelletier, F., Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Feder, C. & Hubbs, A. (2014) Can phenotypic rescue from harvest refuges buffer wild sheep from selective hunting? *Ecology and Evolution*, **4**, 3375–3382.
- Pelletier, F., Hogg, J.T. & Festa-Bianchet, M. (2006) Male mating effort in a polygynous ungulate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 645–654.
- Pigeon, G., Festa-Bianchet, M., Coltman, D.W. & Pelletier, F. (2016) Intense selective hunting leads to artificial evolution in horn size. *Evolutionary Applications*, **9**, 521–530.
- Pinheiro, J.C. & Bates, D.M. (2000) Linear mixed-effects models: basic concepts and examples. *Mixed-effects models in S and S-Plus*, pp. 3–56. Springer.
- Quinn, J.F., Wing, S.R. & Botsford, L.W. (1993) Harvest Refugia in Marine Invertebrate Fisheries: Models and Applications to the Red Sea Urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*. *American Zoologist*, **33**, 537–550.
- R Core Team. (2016) R: A language and environment for statistical computing.
- Tenhumberg, B., Tyre, A.J., Pople, A.R. & Possingham, H.P. (2004) Do harvest refuges buffer kangaroos against evolutionary responses to selective harvesting? *Ecology*, **85**, 2003–2017.
- Thelen, T.H. (1991) Effects of Harvest on Antlers of Simulated Populations of Elk. *The Journal of Wildlife Management*, **55**, 243–249.
- du Toit, J.T. (1990) Home Range : Body Mass Relations : A Field Study on African Browsing Ruminants. *Oecologia*, **85**, 301–303.
- Trexler, J.C. & Travis, J. (2000) Can Marine Protected Areas Respire and Conserve Stock Attributes of Reef Fishes ? *Bulletin of Marine Science*, **66**, 853–873.
- Whiteley, A.R., Fitzpatrick, S.W., Funk, W.C. & Tallmon, D.A. (2015) Genetic rescue to the rescue. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 42–49.
- Wild Sheep Foundation Professional Biologist Meeting Attendees. (2008) Ram Harvest Strategies for Western States and Provinces—2007. *Biennial Symposium Northern Wild Sheep and Goat Council*, pp. 92–98.



## Supporting information

**Table S1. Mean, standard deviation (SD), minimum and maximum values for the continuous variables used in the models.**

| <b>Variable</b>   | <b>Mean</b> | <b>SD</b> | <b>Min</b> | <b>Max</b> |
|---|-------------|-----------|------------|------------|
| <b>Euclidean distance (km)</b>                            | 24.13       | 23.43     | 0.00       | 100.99     |
| <b>Proportion of refuges within a 5-km buffer radius</b>  | 0.06        | 0.17      | 0.00       | 0.98       |
| <b>Proportion of refuges within a 15-km buffer radius</b> | 0.10        | 0.16      | 0.00       | 0.75       |
| <b>Proportion of refuges within a 25-km buffer radius</b> | 0.14        | 0.16      | 0.00       | 0.66       |
| <b>Proportion of refuges within a 40-km buffer radius</b> | 0.19        | 0.16      | 0.00       | 0.56       |
| <b>Latitude (decimal degrees)</b>                         | 52.18       | 1.28      | 49.13      | 54.37      |
| <b>Age at harvest (year)</b>                              | 7.16        | 1.84      | 3.00       | 17.00      |

**Table S2. Candidate linear mixed models assessing the influence of refuges proximity on horn length of 5826 bighorn rams harvested in Alberta, Canada, 1975-2013. Sheep Management Area was included as a random effect in all models. Period refers to timing during the hunting season. The first period consists of the first 10 days since opening day, the third one is the last 10 days of the hunting season and the second period is all days between the first and the last period (see Methods for details). Candidate models are listed with their number of parameters (K), log likelihood (LL), the difference in Akaike Information Criterion compared to the best-supported model ( $\Delta AIC$ ), and model weight ( $w_i$ ).**

| Model | Covariates   | K  | LL        | $\Delta AIC$ | $w_i$ |
|-------|--|----|-----------|--------------|-------|
| 1     | 25-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year + 25-km radius buffer x period | 12 | -18193.48 | 0.00         | 0.29  |
| 2     | 15-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year                                | 10 | -18195.57 | 0.16         | 0.27  |
| 3     | 15-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year + 15-km radius buffer x period | 12 | -18193.64 | 0.31         | 0.25  |
| 4     | 25-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year                                | 10 | -18196.23 | 1.49         | 0.14  |
| 5     | Euclidean distance + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year + Euclidean distance x period   | 12 | -18195.80 | 4.65         | 0.03  |
| 6     | Euclidean distance + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year                                 | 10 | -18198.82 | 6.67         | 0.01  |
| 7     | 5-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year + 5-km radius buffer x period   | 12 | -18198.53 | 10.10        | 0.00  |
| 8     | 5-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year                                 | 10 | -18201.68 | 12.39        | 0.00  |
| 9     | 40-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year + 40-km radius buffer x period | 12 | -18200.90 | 14.84        | 0.00  |
| 10    | 40-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year                                | 10 | -18204.92 | 18.88        | 0.00  |
| 11    | Period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year  | 9  | -18209.21 | 25.44        | 0.00  |
| 12    | ---  | 3  | -19453.39 | 2501.78      | 0.00  |

**Table S3. Candidate linear mixed models assessing the influence of refuges proximity on horn base circumference of 5826 harvested rams in Alberta, Canada, 1975-2013. Sheep Management Area was included as random effects in all models. Period refers to timing during the hunting season. The first period consists of the first 10 days since opening day, the third one is the last 10 days of the hunting season and the second period is all days between the first and the last period (see Methods for details). Candidate models are listed with their number of parameters (K), log likelihood (LL), the difference in Akaike Information Criterion compared to the best-supported model ( $\Delta$ AIC), and model weight ( $w_i$ ).**

| <b>Model</b> | <b>Covariates</b>   | <b>K</b> | <b>LL</b> | <b><math>\Delta</math>AIC</b> | <b><math>w_i</math></b> |
|--------------|---|----------|-----------|-------------------------------|-------------------------|
| <b>1</b>     | Euclidean distance + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year  | 10       | -11959.15 | 0.00                          | 0.37                    |
| <b>2</b>     | Period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year                       | 9        | -11960.54 | 0.77                          | 0.25                    |
| <b>3</b>     | 15-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year | 10       | -11960.48 | 2.66                          | 0.10                    |
| <b>4</b>     | 25-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year | 10       | -11960.53 | 2.74                          | 0.09                    |
| <b>5</b>     | 5-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year  | 10       | -11960.54 | 2.76                          | 0.09                    |
| <b>6</b>     | 40-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year | 10       | -11960.54 | 2.77                          | 0.09                    |
| <b>7</b>     | ---   | 3        | -11979.87 | 27.40                         | 0.00                    |

**Table S4. Candidate linear mixed models assessing the influence of refuges proximity on horn length:circumference ratio of 5826 harvested rams in Alberta, Canada, 1975-2013. Sheep Management Area was included as random effects in all models. Period refers to timing during the hunting season. The first period consists of the first 10 days since opening day, the third one is the last 10 days of the hunting season and the second period is all the days between the first and the last period (see Methods for details). Candidate models are listed with their number of parameters (K), log likelihood (LL), the difference in Akaike Information Criterion compared to the best-supported model ( $\Delta AIC$ ), and model weight ( $w_i$ ).**

| Model | Covariates   | K  | LL      | $\Delta AIC$ | $w_i$ |
|-------|--|----|---------|--------------|-------|
| 1     | 15-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year                                | 10 | 3171.64 | 0.00         | 0.82  |
| 2     | 15-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year + 15-km radius buffer x period | 12 | 3171.91 | 3.47         | 0.15  |
| 3     | 25-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year                                | 10 | 3168.05 | 7.18         | 0.02  |
| 4     | 25-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year + 25-km radius buffer x period | 12 | 3168.89 | 9.51         | 0.01  |
| 5     | 5-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year                                 | 10 | 3164.07 | 15.13        | 0.00  |
| 6     | 5-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year + 5-km radius buffer x period   | 12 | 3164.60 | 18.10        | 0.00  |
| 7     | Euclidean distance + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year + Euclidean distance x period   | 12 | 3163.57 | 20.15        | 0.00  |
| 8     | Euclidean distance + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year                                 | 10 | 3159.65 | 23.98        | 0.00  |
| 9     | 40-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year + 40-km radius buffer x period | 12 | 3161.53 | 24.23        | 0.00  |
| 10    | 40-km radius buffer + period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year                                | 10 | 3159.30 | 24.67        | 0.00  |
| 11    | Period + latitude + age + age <sup>2</sup> + year  | 9  | 3155.14 | 31.00        | 0.00  |
| 12    | ---  | 3  | 1742.14 | 2844.96      | 0.00  |

**Table S5. Estimates ( $\beta$ ), standard error (SE), and 95% confidence interval of the fixed effect sizes included in the most parsimonious model explaining horn length:circumference ratio of harvested rams in Alberta, Canada, 1975-2013 (see Table S4). Coefficients for which 95% confidence intervals exclude 0 are in bold. Period refers to the timing during the hunting season when rams have been shot: beginning (first 10 days), middle (days between beginning and end periods) or end of the hunting season (last 10 days). All numerical variables were scaled.**

| Fixed effects             | $\beta$       | SE            | 95% Confidence interval |               |
|---------------------------|---------------|---------------|-------------------------|---------------|
|                           |               |               | Lower limit             | Upper limit   |
| <b>Intercept</b>          | <b>2.194</b>  | <b>0.043</b>  | <b>2.097</b>            | <b>2.290</b>  |
| <b>15km radius buffer</b> | <b>0.013</b>  | <b>0.002</b>  | <b>0.008</b>            | <b>0.017</b>  |
| Period-middle             | -0.001        | 0.004         | -0.009                  | 0.008         |
| <b>Period-end</b>         | <b>0.010</b>  | <b>0.005</b>  | <b>0.000</b>            | <b>0.019</b>  |
| <b>Latitude</b>           | <b>-0.083</b> | <b>0.010</b>  | <b>-0.104</b>           | <b>-0.062</b> |
| <b>Age</b>                | <b>0.109</b>  | <b>0.002</b>  | <b>0.105</b>            | <b>0.112</b>  |
| <b>Age<sup>2</sup></b>    | <b>-0.018</b> | <b>0.002</b>  | <b>-0.021</b>           | <b>-0.014</b> |
| <b>Year</b>               | <b>-0.007</b> | <b>0.002</b>  | <b>-0.010</b>           | <b>-0.003</b> |
| Random effect             | Variance      | Std. deviance |                         |               |
| Sheep Management Area     | 0.014         | 0.120         |                         |               |
| Residuals                 | 0.020         | 0.140         |                         |               |

**Table S6. Candidate linear mixed models assessing the influence of refuges proximity on age at harvest of 5826 harvested rams in Alberta, Canada, 1975-2013. Sheep Management Area was included as random effects in all models. Period refers to the timing during the hunting season. The first period consists of the first 10 days since opening day, the third one is the last 10 days of the hunting season and the second period is all days between the first and the last period (see Methods for details). Candidate models are listed with their number of parameters (K), log likelihood (LL), the difference in Akaike Information Criterion compared to the best-supported model ( $\Delta AIC$ ), and model weight ( $w_i$ ).**

| Model | Covariates  | K  | LL        | $\Delta AIC$ | $w_i$ |
|-------|---|----|-----------|--------------|-------|
| 1     | 25-km radius buffer + period + latitude + year                                | 8  | -11655.88 | 0.00         | 0.53  |
| 2     | 40-km radius buffer + period + latitude + year                                | 8  | -11657.00 | 2.23         | 0.17  |
| 3     | 15-km radius buffer + period + latitude + year                                | 8  | -11657.00 | 2.23         | 0.17  |
| 4     | 25-km radius buffer + period + latitude + year + 25-km radius buffer x period | 10 | -11655.87 | 3.99         | 0.07  |
| 5     | 40-km radius buffer + period + latitude + year + 40-km radius buffer x period | 10 | -11656.84 | 5.93         | 0.03  |
| 6     | 15-km radius buffer + period + latitude + year + 15-km radius buffer x period | 10 | -11656.98 | 6.20         | 0.02  |
| 7     | Euclidean distance + period + latitude + year                                 | 8  | -11661.42 | 11.09        | 0.00  |
| 8     | Euclidean distance + period + latitude + year + Euclidean distance x period   | 10 | -11661.09 | 14.43        | 0.00  |
| 9     | 5-km radius buffer + period + latitude + year                                 | 8  | -11673.89 | 36.01        | 0.00  |
| 10    | 5-km radius buffer + period + latitude + year + 5-km radius buffer x period   | 10 | -11673.26 | 38.77        | 0.00  |
| 11    | Period + latitude + year  | 6  | -11704.61 | 93.45        | 0.00  |
| 12    | ---   | 3  | -11714.63 | 107.48       | 0.00  |

## CHAPITRE III

### DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif général de ce mémoire était d'étudier l'influence des aires protégées en Alberta sur l'âge à la récolte et la taille des cornes des mâles mouflons d'Amérique chassés pour le trophée à l'extérieur des refuges. Un premier objectif visait à déterminer la dynamique spatiale de l'effet des refuges, agissant comme source potentielle d'individus non sélectionnés par rapport à leurs traits sexuels secondaires, sur l'âge et la taille des cornes des béliers chassés. Par la suite, un second objectif consistait à décortiquer l'effet des refuges à une fine échelle temporelle sur ces mêmes variables réponses afin de déterminer si l'effet des refuges trouvé est continu ou non pendant la saison de chasse. Pour ce faire, j'ai analysé une base de données à long terme, sur près de 40 ans, de mouflons d'Amérique chassés en Alberta (provenant de *Alberta Fish & Wildlife*). Ce projet a contribué à la compréhension de certains rôles des aires protégées quant aux processus de rescousses démographique et phénotypique chez une espèce d'ongulés chassée pour le trophée. Mes résultats seront utiles aussi à la gestion d'autres espèces faisant face au même problème. Plus particulièrement, cette étude a pu conclure que les refuges permettaient une faible rescousse phénotypique dans les zones chassées. Par ailleurs, mon mémoire fournit des recommandations et suggestions pour les gestionnaires des espèces chassées dans une mosaïque de zones protégées et de zones accessibles aux chasseurs.

Le second chapitre de mon mémoire souligne le rôle mitigé des aires protégées dans la croissance des cornes et l'âge moyen à la récolte chez les mouflons d'Amérique mâles chassés. J'ai analysé les données de taille des cornes, plus précisément la longueur et la circonférence à la base de la corne, des mouflons mâles tués à la chasse en Alberta sur 39 ans, en fonction de mesures de distance et de proximité aux refuges. Je n'ai détecté un effet des refuges qu'en bordures de ceux-ci, effet qui s'estompait rapidement avec la distance aux refuges. En effet, la variable de distance aux refuges qui expliquait le mieux la variation de la longueur des cornes

et l'âge moyen par la plupart des modèles était celle de proportion de refuges dans un rayon de 25 km du site d'abattage, suivie du rayon de 15 km. En fait, la longueur des cornes et l'âge à la récolte augmentaient avec la proportion d'aires protégées dans des zones tampons de 25 km autour des localisations de béliers tués près des refuges. Toutefois, la circonférence à la base des cornes n'était point influencée par la proximité des refuges ni par le moment pendant la saison de chasse. Par ailleurs, j'ai trouvé des évidences supportant l'hypothèse initiale que certains béliers récoltés tard pendant la saison de chasse près des refuges proviennent probablement de ces parcs nationaux. En effet, le fort pic de récolte à la fin de la saison de chasse était présent seulement près des refuges, soit les sites d'abattage ayant des refuges dans une zone de 25 km autour des localisations de béliers tués. À la lumière de ces résultats, je suggère que la rescousse phénotypique est diluée notamment en raison des mâles pourvus de grandes cornes qui s'exilent des parcs nationaux à la fin de la saison de chasse et qui se font récolter avant le rut. Sachant que des béliers se dispersent pour le rut de début octobre jusqu'à la fin de décembre (Geist, 1971; Hogg, 2000; Pelletier and Festa-Bianchet, 2006; Pelletier *et al.*, 2006), il est fort probable que plusieurs mâles sortent des refuges après la fermeture de la chasse, soit fin octobre, et ne sont plus à risque d'être récoltés. En fait, ces mâles migrent probablement afin d'avoir une opportunité de reproduction dans les zones chassées, qui comptent moins de compétiteurs puisqu'il y a déjà une récolte des mâles qui s'est faite pendant toute la saison de chasse (Hogg, 2000). La fin de la période de chasse est donc caractérisée par une récolte élevée près des refuges, probablement un flux de mâles provenant de ces aires protégées qui se font tuer avant le rut à la bordure (25 km et moins) des parcs. Ces mâles, jadis protégés, ne peuvent pas contribuer au bassin génique et permettre ainsi une rescousse phénotypique et génétique face au déclin observé depuis 40 ans de la longueur des cornes des populations mouflons dans l'ensemble de l'Alberta. Enfin, le léger effet positif des refuges sur la longueur des cornes est cohérent avec l'hypothèse que le flux génique (Hogg, 2000; Palumbi, 2003; Tenhumberg *et al.*, 2004; Hogg *et al.*, 2006; Coltman, 2008) des populations de mouflons présents à l'intérieur des parcs peut atténuer l'effet artificiel induit par la chasse intensive aux trophées dans les zones de chasse. De l'incertitude demeure quant à la proportion de mâles qui s'exilent des refuges vers les zones chassées et qui survivent ainsi que les distances parcourues tant à l'intérieur des refuges qu'à l'extérieur lors de la migration pour le rut à l'automne. Mes résultats soulignent la



nécessité d'acquérir de l'information sur le moment et l'importance des échanges génétiques entre les aires protégées et celles chassées dans les environnements terrestres, non seulement pour les mouflons, mais également pour les autres espèces qui font face à un scénario similaire avec des degrés variables de récolte sélective (Loveridge *et al.*, 2007; Crosmar *et al.*, 2013).

### **Innovation et implications**

Mon étude des effets des refuges sur la taille des cornes et l'âge à la récolte des mâles mouflons d'Amérique se démarque par la portée de ses résultats. Cela se traduit notamment par la grande taille d'échantillon, l'étendue sur l'ensemble des populations de mouflons présents en Alberta, ainsi que la rareté des études empiriques sur l'efficacité des refuges en milieu terrestre à contrebalancer les effets de récolte sélective sur les populations chassées. Un autre point fort de mon étude est que celle-ci se fonde sur des données à long terme, soit de quatre décennies, de mouflons chassés à large échelle sur toute la province de l'Alberta avec près de 6 000 individus. En outre, mes analyses se sont faites à plus fine échelle que ce qui avait été fait auparavant (Pelletier *et al.*, 2014), en ce qui a trait à la localisation des béliers tués.

Les outils et les stratégies de gestion de la faune peuvent déterminer les tailles minimales des individus récoltables ainsi que la taille et la configuration des zones exemptes de chasse et, ce faisant, influencer le taux de récolte (Tenhumberg *et al.*, 2004). Ainsi, il est essentiel de prendre en considération dans les décisions de gestion de la faune que les effets sélectifs de la chasse au trophée augmentent avec le taux de récolte des mâles matures (Festa-Bianchet *et al.*, 2014). En revanche, les taux de récolte des mouflons en Alberta sont difficiles à calculer en raison de l'absence de données sur la disponibilité des mâles récoltables. C'est pourquoi acquérir des données sur la proportion de mâles disponibles pour la chasse, à la fois à l'extérieur ainsi qu'à l'intérieur des refuges, est primordial. En outre, la récolte sélective peut diminuer la variabilité dans les populations chassées (Hartl *et al.*, 1991; Fitzsimmons *et al.*, 1995). La diminution de la taille des trophées et une sélection en faveur des mâles ayant de petites cornes sont des conséquences de cette chasse sélective, menant ainsi à une situation non viable à long terme d'un point de vue évolutif (Garel *et al.*, 2007). Comme Jorgenson *et al.* (1998) le suggérait, la chasse au trophée devrait cibler les mâles les plus âgés qui sont proches de la longévité en milieu

naturel sans pression de chasse. Ainsi, ces mâles récoltés auraient déjà eu des opportunités de reproduction et ainsi contribué au flux génique pour une rescousse phénotypique.

La réglementation actuelle de chasse des mouflons d'Amérique en Alberta se fonde sur une définition morphologique des cornes des mâles qui favorise la survie des mâles ayant une croissance ralentie de leurs cornes puisque ceux ayant une croissance rapide atteignent les 4/5 de boucle à un âge plus jeune. Cette réglementation libérale de 4/5 de boucle combinée avec l'absence de quota permet aux chasseurs de récolter les jeunes mâles dès l'âge de 4 ans (Jorgenson *et al.*, 1998; Coltman *et al.*, 2003; Festa-Bianchet *et al.*, 2004, 2014; Pelletier *et al.*, 2012). Par ailleurs, il y a une certaine incertitude concernant cette définition légale des béliers difficile à discerner sur le terrain : certains béliers peuvent être tués alors que leurs cornes sont proches, mais en dessous de la réglementation de 4/5 de boucle. Ces béliers ne seront pas considérés comme illégaux en raison de la réticence des agents de conservation à poursuivre les chasseurs qui ont prélevé des trophées juste en dessous de la limite 4/5 de boucle (Festa-Bianchet, communication personnelle). Une réglementation plus restrictive, telle que la réglementation de boucle complète qui est instaurée en Colombie-Britannique, permettrait aux jeunes mâles ayant une croissance des cornes rapide d'avoir une espérance de vie accrue (1-3 ans additionnels) et ainsi davantage d'opportunité de s'accoupler avant d'être tués (Coltman *et al.*, 2002). Outre une meilleure survie des béliers, cette réglementation engendrerait également une plus grande qualité des trophées pour les chasseurs, soit des béliers dotés de plus grandes cornes. De plus, limiter le nombre de permis de chasse avec des quotas par saison de chasse et par unité de gestion peut également être une option, menant à une gestion plus précise et adéquate en fonction de la disponibilité des béliers selon les zones de chasse. En somme, adopter une saine gestion en réduisant la pression de chasse (Crosmay *et al.*, 2013) sur les béliers, soit en écourtant la saison de chasse, notamment les 10 derniers jours, en établissant la réglementation boucle complète ou encore en créant des nouveaux refuges, permettrait aux mâles de vivre plus longtemps et de se reproduire avant d'être récoltés. Ces recommandations sont importantes à considérer afin de ne pas mettre en péril cette espèce convoitée à la chasse au trophée et, par le fait même, satisfaire les intérêts des chasseurs avec des trophées de qualité.

## Travaux futurs

Comme Tenhumberg *et al.* (2004) le souligne, une meilleure compréhension de la dispersion et de la migration des espèces chassées est essentielle afin de déterminer les besoins et l'efficacité des refuges afin de contrebalancer les effets de la récolte sélective. En effet, l'information sur leur mouvement pendant la saison de chasse, équivalente à la période prérut chez le mouflon, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur des refuges, la proportion de béliers sortant des refuges ainsi que leur taux de survie, les dates de début de migration et l'âge des béliers qui émigrent des refuges sont des informations clés pour mieux comprendre le rôle des refuges (Pelletier *et al.*, 2014). Cela permettra d'évaluer l'efficacité des refuges à tamponner les effets de la sélection induite par l'humain dans les populations chassées ainsi que dans les populations présentes dans les aires protégées.

Bien que mon étude ait permis une meilleure compréhension des effets des refuges sur des ongulés sujets à la récolte sélective, de plus amples recherches sont nécessaires afin de déterminer les effets de cette chasse sur les populations vivant à l'intérieur des refuges. Étudier les mouvements des mouflons avant, pendant et après le rut serait une avenue de recherche intéressante. Pour ce faire, acquérir des données de localisations avec des mouflons portant des colliers GPS permettrait de répondre à ces questions en connaissant mieux les patrons de migration des béliers pour le rut.

## ANNEXES

**Annexe 1. Limite légale des béliers selon la réglementation « boucle complète » et « 4/5 de boucle ».** Figure tirée de Alberta Environment and Sustainable Resource Development.

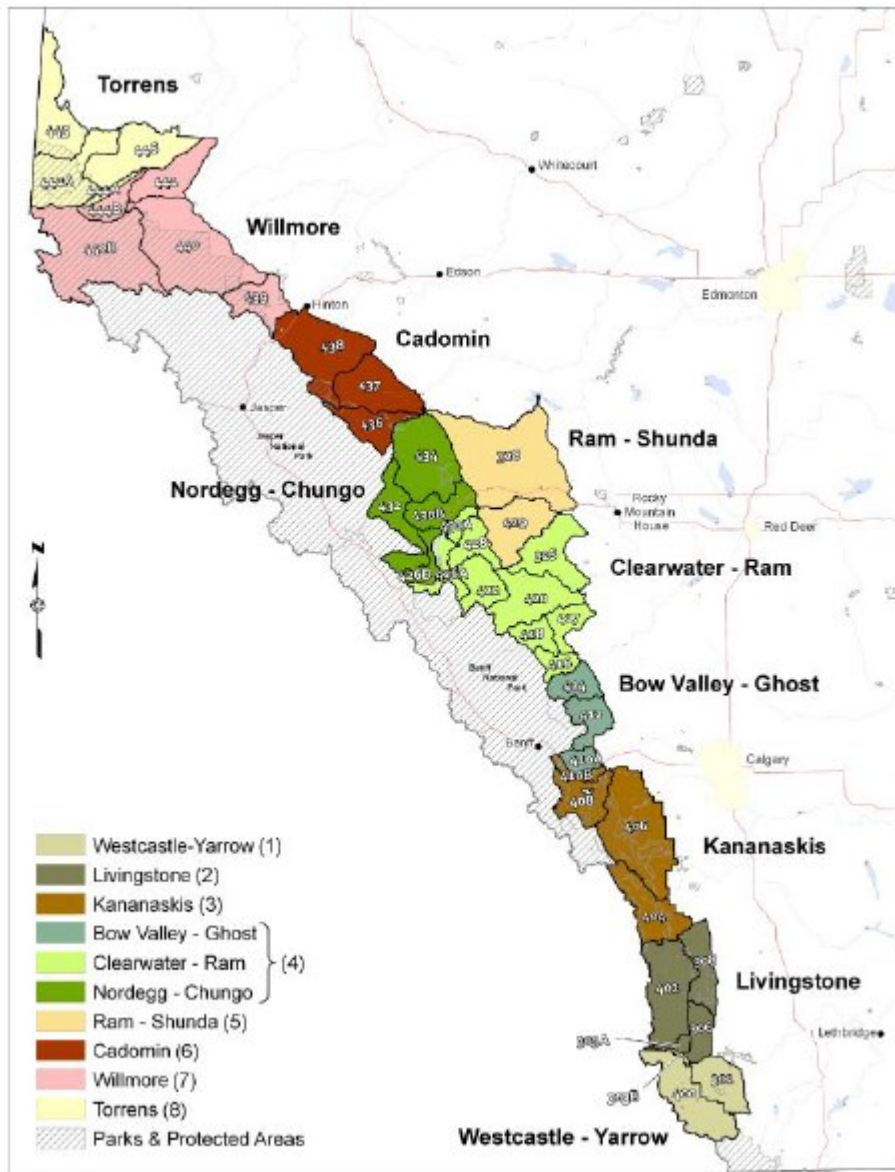
**Boucle complète**



**4/5 de boucle**

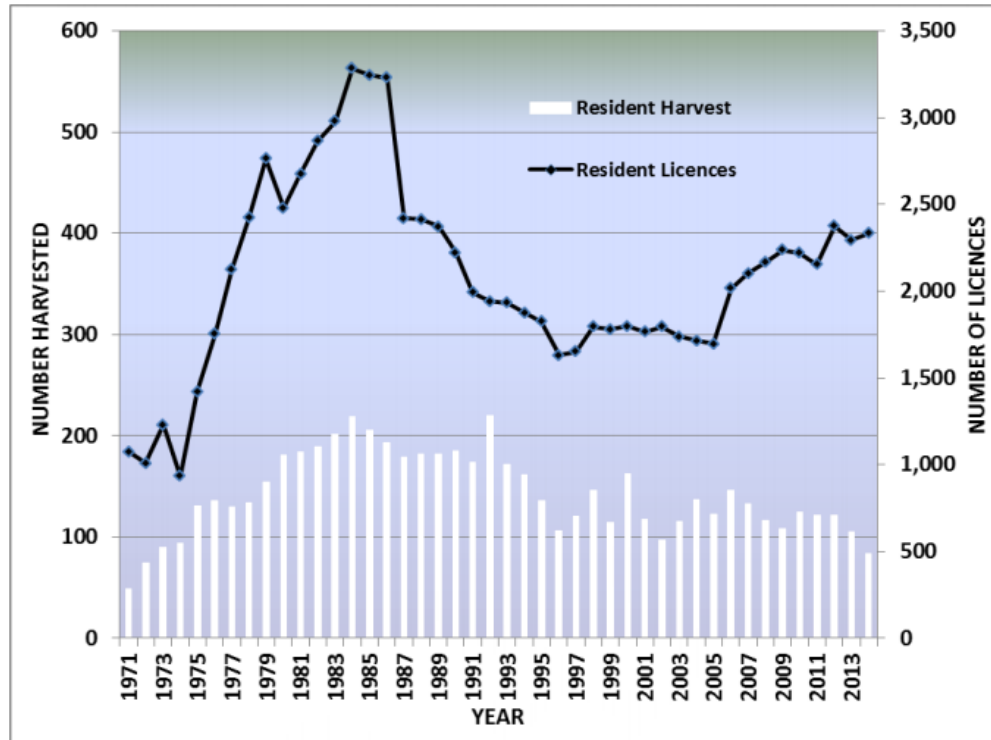


**Annexe 2. Carte des Sheep Management Areas (SMAs) et des Wildlife Management Units (WMUs) de l'Alberta.** Figure tirée de Festa-Bianchet *et al.* (2014).

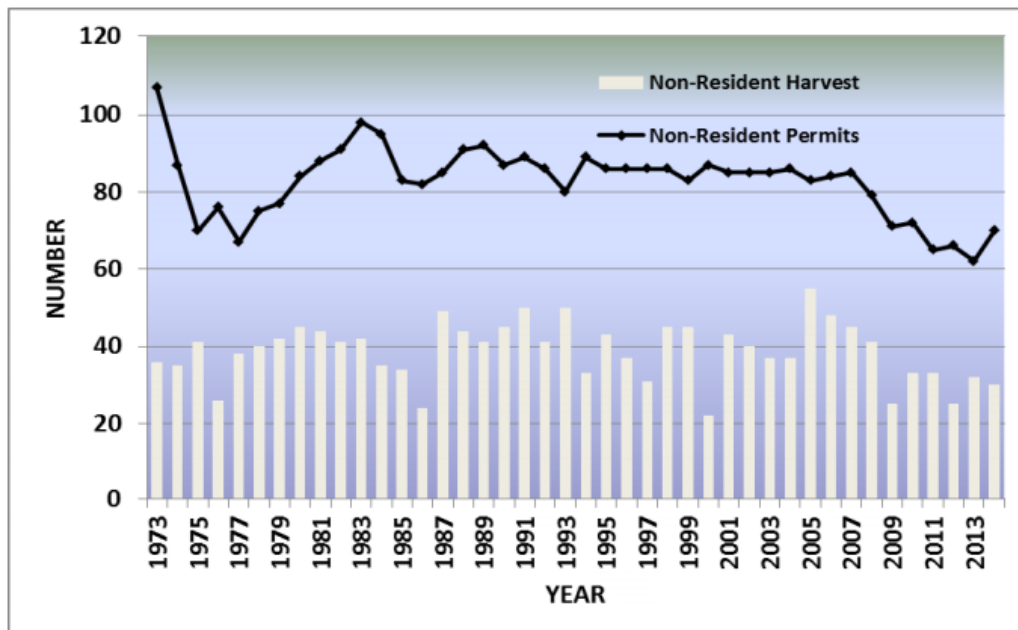


**Annexe 3. Récolte de béliers et nombre de permis de chasse vendus pour les résidents de l'Alberta (A) et les non-résidents (B) de 1971 à 2014. Figures tirées de Government of Alberta (2015).**

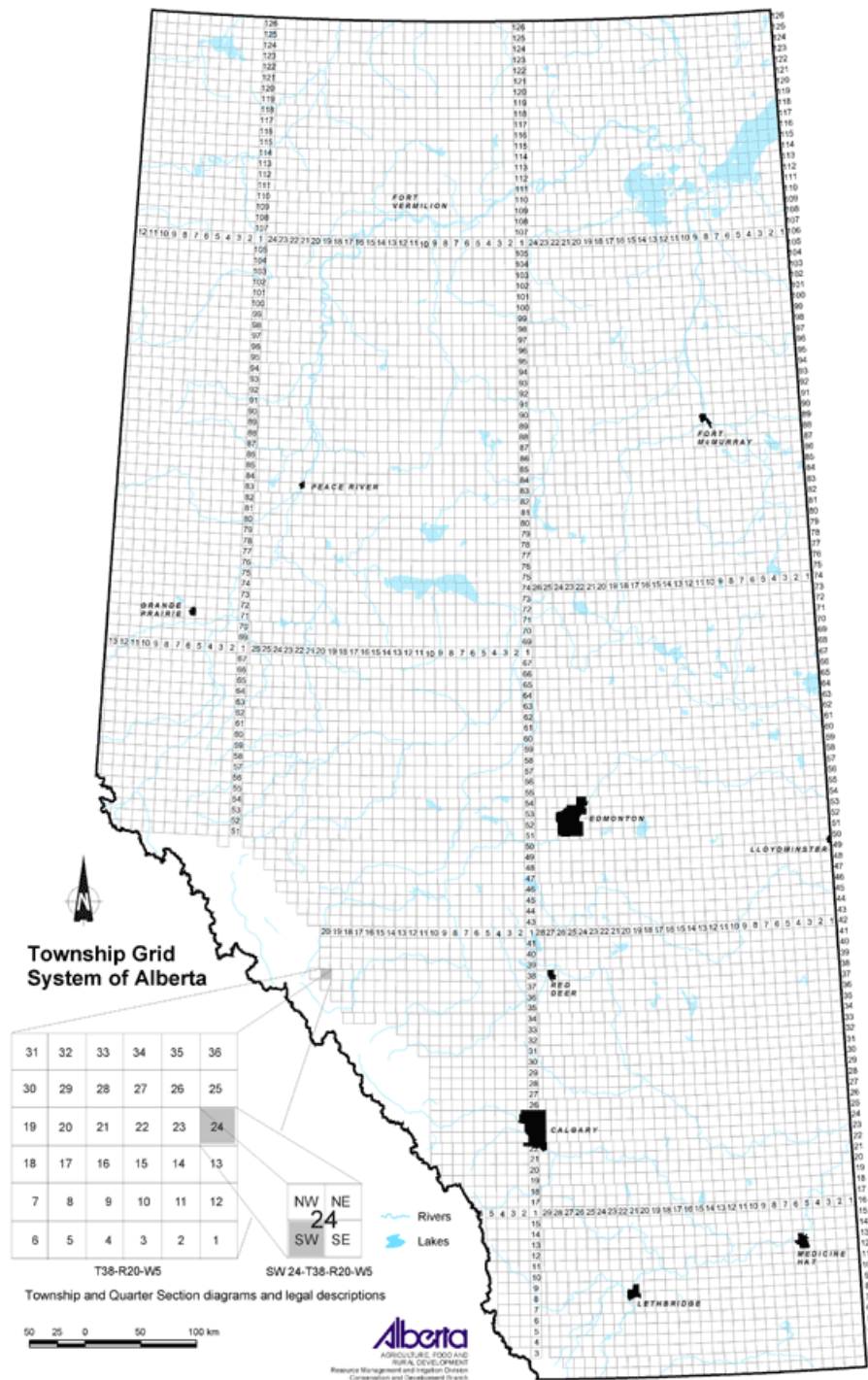
**A**



**B**



**Annexe 4. Carte du système de division des Alberta Township Survey (ATS).** Tirée de Alberta- Agriculture and forestry  
[https://www1.agric.gov.ab.ca/\\$department/deptdocs.nsf/all/agdex10302](https://www1.agric.gov.ab.ca/$department/deptdocs.nsf/all/agdex10302)



## BIBLIOGRAPHIE

- Allendorf, F., England, P., Luikart, G., Ritchie, P., and Ryman, N. (2008). Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends Ecol. Evol.* 23, 327–337.
- Allendorf, F. W., and Hard, J. J. (2009). Human-induced evolution caused by unnatural selection through harvest of wild animals. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 9987–9994.
- Baskett, M. L., Levin, S. A., Gaines, S. D., and Dushoff, J. (2005). Marine Reserve Design and the Evolution in Harvested Fish of Size At Maturation. *Ecol. Appl.* 15, 882–901.
- Bleich, V. C., Terry Bowyer, R., and Wehausen, J. D. (1997). Sexual Segregation in Mountain Sheep: Resources or Predation? *Wildl. Monogr.*, 3–50.
- Bonenfant, C., Pelletier, F., Garel, M., and Bergeron, P. (2009). Age-dependent relationship between horn growth and survival in wild sheep. *J. Anim. Ecol.* 78, 161–171.
- Brown, J. H., and Kodric-Brown, A. (1977). Turnover Rates in Insular Biogeography : Effect of Immigration on Extinction. *Ecology* 58, 445–449.
- Carlson, S. M., Cunningham, C. J., and Westley, P. A. H. (2014). Evolutionary rescue in a changing world. *Trends Ecol. Evol.* 29, 521–530.
- Caro, T. M., Graham, C. M., Stoner, C. J., and Flores, M. M. (2003). Correlates of horn and antler shape in bovids and cervids. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55, 32–41.
- Carr, M. H., and Reed, D. C. (1993). Conceptual Issues Relevant to Marine Harvest Refuges: Examples from Temperate Reef Fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50, 2019–2028.
- Cassirer, E. F., and Sinclair, A. R. E. (2007). Dynamics of Pneumonia in a Bighorn Sheep Metapopulation. *J. Wildl. Manage.* 71, 1080–1088.
- Chirichella, R., Ciuti, S., Grignolio, S., Rocca, M., and Apollonio, M. (2013). The role of geological substrate for horn growth in ungulates: a case study on Alpine chamois. *Evol. Ecol.* 27, 145–163.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Gibson, R. M., and Guinness, F. E. (1979). The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Anim. Behav.* 27, 211–225.
- Clutton-Brock, T. H., and Lonergan, M. E. (1994). Culling Regimes and Sex Ratio Biases in Highland Red Deer. *J. Appl. Ecol.* 31, 521–527.



- Coltman, D. W. (2008). Molecular ecological approaches to studying the evolutionary impact of selective harvesting in wildlife. *Mol. Ecol.* 17, 221–235.
- Coltman, D. W., Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J. T., and Strobeck, C. (2002). Age-dependent sexual selection in bighorn rams. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 269, 165–172.
- Coltman, D. W., O'Donoghue, P., Hogg, J. T., and Festa-Bianchet, M. (2005). Selection and genetic (co)variance in bighorn sheep. *Evolution (N. Y.)* 59, 1372–1382.
- Coltman, D. W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J. T., Hogg, J. T., Strobeck, C., and Festa-Bianchet, M. (2003). Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature* 426, 655–658.
- Conover, D. O., Munch, S. B., and Arnott, S. A. (2009). Reversal of Evolutionary Downsizing Caused by Selective Harvest of Large Fish. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 2015–2020.
- Crosmary, W. G., Loveridge, A. J., Ndaimani, H., Lebel, S., Booth, V., Côté, S. D., and Fritz, H. (2013). Trophy hunting in Africa: Long-term trends in antelope horn size. *Anim. Conserv.* 16, 648–660.
- Darimont, C. T., Carlson, S. M., Kinnison, M. T., Paquet, P. C., Reimchen, T. E., and Wilmers, C. C. (2009). Human predators outpace other agents of trait change in the wild. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 952–954.
- Dickson, B., Hutton, J., and Adams, W. A. (2009). *Recreational hunting, conservation and rural livelihoods: science and practice*, John Wiley & Sons.
- Douhard, M., Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., Gaillard, J. M., and Bonenfant, C. (2016). Changes in horn size of Stone's sheep over four decades correlate with trophy hunting pressure. *Ecol. Appl.* 26, 309–321.
- Dunlop, E. S., Baskett, M. L., Heino, M., and Dieckmann, U. (2009). Propensity of marine reserves to reduce the evolutionary effects of fishing in a migratory species. *Evol. Appl.* 2, 371–393.
- Elton, C. S. (1942). *Voles, Mice, and Lemmings: Problems in Population Dynamics*, Oxford: Clarendon press.
- Ernande, B., Dieckmann, U., and Heino, M. (2004). Adaptive changes in harvested populations: plasticity and evolution of age and size at maturation. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 271, 415–423.
- Fenberg, P. B., and Roy, K. (2008). Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? *Mol. Ecol.* 17, 209–220.
- Festa-Bianchet, M. (1986). Site fidelity and seasonal range use by bighorn rams. *Can. J. Zool.* 64, 2126–2132.

- Festa-Bianchet, M. (2003). Exploitative wildlife management as a selective pressure for life-history evolution of large mammals. In: *Animal Behavior and Wildlife Conservation*, ed. M. F.-B. and M. Apollonio, Washington, D.C.: Island Press, 191–210.
- Festa-Bianchet, M., Coltman, D. W., Turelli, L., and Jorgenson, J. T. (2004). Relative allocation to horn and body growth in bighorn rams varies with resource availability. *Behav. Ecol.* *15*, 305–312.
- Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., Jorgenson, J. T., Feder, C., and Hubbs, A. (2014). Decrease in horn size and increase in age of trophy sheep in Alberta over 37 years. *J. Wildl. Manage.* *78*, 133–141.
- Fitzsimmons, N. N., Buskirk, S. W., and Smith, M. H. (1995). Population History, Genetic Variability, and Horn Growth in Bighorn Sheep. *Conserv. Biol.* *9*, 314–323.
- Freckleton, R. P., Gill, J. A., Noble, D., and Watkinson, A. R. (2005). Large-scale population dynamics, abundance-occupancy relationships and the scaling from local to regional population size. *J. Anim. Ecol.* *74*, 353–364.
- Frid, A. (1997). Vigilance by female Dall's sheep: interactions between predation risk factors. *Anim. Behav.* *53*, 799–808.
- Garel, M., Cugnasse, J. M., Maillard, D., Gaillard, J. M., Hewison, A. J. M., and Dubray, D. (2007). Selective harvesting and habitat loss produce long-term life history changes in a mouflon population. *Ecol. Appl.* *17*, 1607–1618.
- Geist, V. (1966). Validity of horn segment counts in aging bighorn sheep. *J. Wildl. Manage.* *30*, 634–635.
- Geist, V. (1971). *Mountain sheep. A study in behavior and evolution.*, University of Chicago Press.
- Ginsberg, J. R., and Milner-Gulland, E. J. (1994). Sex-Biased Harvesting and Population Dynamics in Ungulates: Implications for Conservation and Sustainable Use. *Conserv. Biol.* *8*, 157–166.
- Government of Alberta (2015). *Management Plan for Bighorn Sheep in Alberta*, Alberta.
- Graham, M. H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* *84*, 2809–2815.
- Hard, J. J., Gross, M. R., Heino, M., Hilborn, R., Kope, R. G., Law, R., and Reynolds, J. D. (2008). SYNTHESIS: Evolutionary consequences of fishing and their implications for salmon. *Evol. Appl.* *1*, 388–408.
- Harris, R. B., Wall, W. A., and Allendorf, F. W. (2002). Genetic consequences of hunting: what

do we know and what should we do? *Wildl. Soc. Bull.* 30, 634–643.

Hartl, G. B., Reimoser, F., Willing, R., and Köller, J. (1991). Genetic variability and differentiation in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) of Central Europe. *Genet. Sel. Evol.* 23, 281–299.

Heino, M. (1998). Management of evolving fish stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55, 1971–1982.

Hengeveld, P. E., and Festa-Bianchet, M. (2011). Harvest regulations and artificial selection on horn size in male bighorn sheep. *J. Wildl. Manage.* 75, 189–197.

Hogg, J. T. (1987). Intrasexual Competition and Mate Choice in Rocky Mountain Bighorn Sheep. *Ethology* 75, 119–144.

Hogg, J. T. (2000). Mating systems and conservation at large spatial scales. In: *Vertebrate Mating Systems*, Singapore: World Scientific, 214–252.

Hogg, J. T., and Forbes, S. H. (1997). Mating in bighorn sheep: frequent male reproduction via a high-risk ‘unconventional’ tactic. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41, 33–48.

Hogg, J. T., Forbes, S. H., Steele, B. M., and Luikart, G. (2006). Genetic rescue of an insular population of large mammals. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1491–1499.

Hufbauer, R. A., Szűcs, M., Kasyon, E., Youngberg, C., Koontz, M. J., Richards, C., Tuff, T., and Melbourne, B. A. (2015). Three types of rescue can avert extinction in a changing environment. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 10557–10562.

Hutchings, J. A., and Fraser, D. J. (2008). The nature of fisheries- and farming-induced evolution. *Mol. Ecol.* 17, 294–313.

Jachmann, H., Berry, P. S. M., and Imae, H. (1995). Tusklessness in African elephants: a future trend. *Afr. J. Ecol.* 33, 230–235.

Jørgensen, C. *et al.* (2007). Managing Evolving Fish Stocks. *Science* (80-. ). 318, 1247–1248.

Jorgenson, J. T. ., Festa-Bianchet, M., and Wishart, W. D. . (1998). Effects of Population Density on Horn Development in Bighorn Rams. *J. Wildl. Manage.* 62, 1011–1020.

Jorgenson, J. T., Festa-bianchet, M., and Wishart, W. D. (1993). Harvesting Bighorn Ewes: Consequences for Population Size and Trophy Ram Production. *J. Wildl. Manage.* 57, 429–435.

Kingsolver, J. G., Hoekstra, H. E., Hoekstra, J. M., Berrigan, D., Vignieri, S. N., Hill, C. E., Hoang, A., Gibert, P., and Beerli, P. (2001). The strength of phenotypic selection in natural populations. *Am. Nat.* 157, 245–261.

Kruuk, L. E. B., Slate, J., Pemberton, J. M., Brotherstone, S., Guinness, F., and Clutton-Brock,

- T. H. (2002). Antler size in red deer: heritability and selection but no evolution. *Evolution* (N. Y). 56, 1683–1695.
- Langvatn, R., and Loison, A. (1999). Consequences of harvesting on age structure, sex ratio and population dynamics of red deer *Cervus elaphus* in central Norway. *Wildlife Biol.* 5, 213–223.
- Law, R. (2000). Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 659–668.
- Law, R., and Grey, D. R. (1989). Evolution of yields from populations with age-specific cropping. *Evol. Ecol.* 3, 343–359.
- Leader-Williams, N., Smith, R. J., Walpole, M. J., McComb, K., Moss, C., and Durant, S. (2001). Elephant hunting and conservation. *Science* (80-. ). 293, 2203–2204.
- Lima, S. L., and Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68, 619–640.
- Loehr, J., Carey, J., Hoefs, M., Suhonen, J., and Ylönen, H. (2007). Horn growth rate and longevity: implications for natural and artificial selection in thinhorn sheep (*Ovis dalli*). *J. Evol. Biol.* 20, 818–828.
- Loveridge, A. J., Searle, A. W., Murindagomo, F., and Macdonald, D. W. (2007). The impact of sport-hunting on the population dynamics of an African lion population in a protected area. *Biol. Conserv.* 134, 548–558.
- Luzón, M., Santiago-Moreno, J., Meana, A., Toledano-Díaz, A., Pulido-Pastor, A., Gómez-Brunet, A., and López-Sebastián, A. (2008). Parasitism and horn quality in male Spanish ibex (*Capra pyrenaica hispanica*) from Andalucía based on coprological analysis and muscle biopsy. *Spanish J. Agric. Res.* 6, 353–361.
- Malo, A. F., Roldan, E. R. S., Garde, J., Soler, A. J., and Gomendio, M. (2005). Antlers honestly advertise sperm production and quality. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272, 149–157.
- Marsh, H. (1938). Pneumonia in Rocky Mountain Bighorn Sheep. *J. Mammal.* 19, 214–219.
- Martin, A. M., Festa-Bianchet, M., Coltman, D. W., and Pelletier, F. (2016). Demographic drivers of age-dependent sexual selection. *J. Evol. Biol.* 29, 1437–1446.
- Martin, A. M., Presseault-Gauvin, H., Festa-Bianchet, M., and Pelletier, F. (2013). Male mating competitiveness and age-dependent relationship between testosterone and social rank in bighorn sheep. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67, 919–928.
- Maxwell, S. L., Fuller, R. A., Brooks, T. M., and Watson, J. E. M. (2016). Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 536, 143–145.
- Merchant, P., Hoefs, M., Nette, T., Kale, W., and Janssen, M. (1982). A simple measuring

device for sheep horns. *Bienn. Symp. North. Wild Sheep Goat Counc.* 3, 157–162.

Milner, J. M., Nilsen, E. B., and Andreassen, H. P. (2007). Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores. *Conserv. Biol.* 21, 36–47.

Di Minin, E., Leader-Williams, N., and Bradshaw, C. J. A. (2016). Banning Trophy Hunting Will Exacerbate Biodiversity Loss. *Trends Ecol. Evol.* 31, 99–102.

Monello, R. J., Murray, D. L., and Cassirer, E. F. (2001). Ecological correlates of pneumonia epizootics in bighorn sheep herds. *Can. J. Zool.* 79, 1423–1432.

Mysterud, A. (2011). Selective harvesting of large mammals: how often does it result in directional selection? *J. Appl. Ecol.* 48, 827–834.

Packer, C. (1983). Sexual Dimorphism: The Horns of African Antelopes. *Science* (80- ). 221, 1191–1193.

Palumbi, S. R. (2003). Population Genetics, Demographic Connectivity, and the Design of Marine Reserves. *Ecol. Appl.* 13, 146–158.

Pelletier, F., and Festa-Bianchet, M. (2006). Sexual selection and social rank in bighorn rams. *Anim. Behav.* 71, 649–655.

Pelletier, F., Festa-Bianchet, M., and Jorgenson, J. T. (2012). Data from selective harvests underestimate temporal trends in quantitative traits. *Biol. Lett.* 8, 878–881.

Pelletier, F., Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J. T., Feder, C., and Hubbs, A. (2014). Can phenotypic rescue from harvest refuges buffer wild sheep from selective hunting? *Ecol. Evol.* 4, 3375–3382.

Pelletier, F., Hogg, J. T., and Festa-Bianchet, M. (2006). Male mating effort in a polygynous ungulate. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 60, 645–654.

Pérez, J. M., Serrano, E., González-Candela, M., León-Vizcaino, L., Barberá, G. G., de Simón, M. A., Fandos, P., Granados, J. E., Soriguer, R. C., and Festa-Bianchet, M. (2011). Reduced horn size in two wild trophy-hunted species of Caprinae. *Wildlife Biol.* 17, 102–112.

Pigeon, G., Festa-Bianchet, M., Coltman, D. W., and Pelletier, F. (2016). Intense selective hunting leads to artificial evolution in horn size. *Evol. Appl.* 9, 521–530.

Poissant, J., Wilson, A. J., Festa-Bianchet, M., Hogg, J. T., and Coltman, D. W. (2008). Quantitative genetics and sex-specific selection on sexually dimorphic traits in bighorn sheep. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 275, 623–628.

Quinn, J. F., Wing, S. R., and Botsford, L. W. (1993). Harvest Refugia in Marine Invertebrate Fisheries : Models and Applications to the Red Sea Urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*.

Am. Zool. 33, 537–550.

Ratner, S., and Lande, R. (2001). Demographic and evolutionary responses to selective harvesting in population with discrete generations. *Ecology* 82, 3093–3104.

Ripple, W. J., Newsome, T. M., and Kerley, G. I. H. (2016). Does Trophy Hunting Support Biodiversity? A Response to Di Minin et al. *Trends Ecol. Evol.* 31, 495–496.

de Roos, A. M., Boukal, D. S., and Persson, L. (2006). Evolutionary regime shifts in age and size at maturation of exploited fish stocks. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1873–1880.

Santiago-Moreno, J., Toledano-Díaz, A., Pulido-Pastor, A., Gómez-Brunet, A., and López-Sebastián, A. (2007). Horn quality and postmortem sperm parameters in Spanish ibex (*Capra pyrenaica hispanica*). *Anim. Reprod. Sci.* 99, 354–362.

Solberg, E. J., and Sæther, B.-E. (1993). Fluctuating asymmetry in the antlers of moose (*Alces alces*): Does it signal male quality? *Proc. R. Soc. Lond. B* 254, 251–255.

Stelfox, J. G. (1971). Bighorn sheep in the Canadian Rockies : A history 1800–1970. *Can. Field-Naturalist* 85, 101–122.

Sutherland, W. J. (1990). Evolution and fisheries. *Nature* 344, 814–815.

Swain, D. P., Sinclair, A. F., and Mark Hanson, J. (2007). Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 1015–1022.

Tenhumberg, B., Tyre, A. J., Pople, A. R., and Possingham, H. P. (2004). Do harvest refuges buffer kangaroos against evolutionary responses to selective harvesting? *Ecology* 85, 2003–2017.

TransAmerica Environmental Scientific Consultants (TAESCO) (1982). An ecological survey of the Ewin sheep population based on a one year field program between December 1980 and December 1981, Sparwood, B.C.

Vanpé, C., Gaillard, J., Kjellander, P., Mysterud, A., Magnien, P., Delorme, D., Laere, G. Van, Klein, F., Liberg, O., and Mark Hewison, A. J. (2007). Antler Size Provides an Honest Signal of Male Phenotypic Quality in Roe Deer. *Am. Nat.* 169, 481–493.

Whiteley, A. R., Fitzpatrick, S. W., Funk, W. C., and Tallmon, D. A. (2015). Genetic rescue to the rescue. *Trends Ecol. Evol.* 30, 42–49.

